

Paul Kammerer
Allgemeine Biologie



Das Weltbild der Gegenwart 11. Band





Das Weltbild der Gegenwart

Elfter Band

Paul Kammerer

Allgemeine Biologie

Das Weltbild der Gegenwart

Ein Überblick
über das Schaffen und Wissen unsrer Zeit
in Einzeldarstellungen

Herausgegeben von

Karl Lamprecht und **Hans F. Helmolt**

Elfter Band



Deutsche Verlags-Anstalt
Stuttgart und Berlin 1915

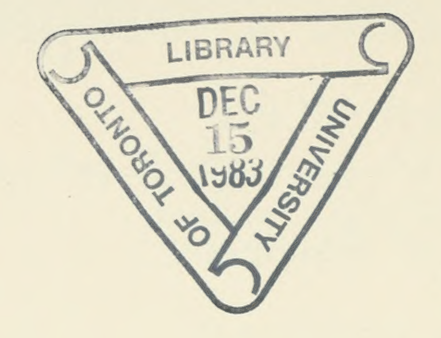
Allgemeine Biologie

Von

Paul Kammerer



Deutsche Verlags-Anstalt
Stuttgart und Berlin 1915



Druck der
Deutschen Verlags-Anstalt in Stuttgart
Papier von der Papierfabrik Salach
in Salach, Württemberg

Inhaltsverzeichnis



Vorwort

Meine „Allgemeine Biologie" ist während des europäischen Krieges niedergeschrieben. In den zwei Wochen nach der ersten Kriegserklärung war ich — als überzeugter Pazifist — von diesem Unglück zwar noch zu betäubt gewesen, um arbeiten zu können; nachher aber fand ich, obwohl stündlich der Einberufung gewärtig, die Konzentration, jener sozialen Pflicht nachzukommen, die ich keineswegs niedriger einschätze als den Dienst mit der Waffe. Nun ist es mir gegönnt, das Werk abzuschließen wenige Tage, bevor dieser Dienst tatsächlich beginnt.

Ich glaubte die außergewöhnlichen Umstände anführen zu sollen, um im weiteren mein Arbeitsverfahren — nicht zu entschuldigen, denn es war bei der hier vorliegenden Arbeit von vornherein das einzig mögliche — aber doch mit zu begründen. Worin das Verfahren bestand, bezeichne ich am besten mit (gekürzten) Worten Ostwalds, der die Art der Durchführung bei Comtes „Philosophie Positive" beschreibt:[1] „Allerdings störte ihn bei seiner großen Arbeit auch wiederum das nicht, was bei fast allen ähnlichen Unternehmungen den größten Teil der Zeit in Anspruch zu nehmen pflegt: er konsultierte keinerlei Literatur. Überlegt man sich die Beschaffenheit der Aufgabe, so sieht man, daß sein Verfahren einen der wenigen Wege darstellt, auf welchem die Durchführung des Gedankens überhaupt möglich erscheint. Hätte er sich verpflichtet gefühlt, die Forschung bis zum letzten Augenblick der Abfassung seines Buches zu verfolgen, so wäre an ein Abschließen nicht zu denken gewesen, selbst wenn ihm viel mehr Zeit zur Verfügung gestanden hätte. Er wird sich wohl gesagt haben, daß ein Werk wie das seinige unter allen Umständen den wissenschaftlichen Bestand eines bestimmten Augenblicks und nicht mehr enthalten kann."

[1]) „Auguste Comte, Der Mann und sein Werk." Von Wilhelm Ostwald. Leipzig, Verlag Unesma, 1914.

Meine Art der Abfassung hatte mit der soeben geschilderten das Gemeinsame, daß ich nichts, was mir nicht ohnehin bekannt war, ins Buch aufnahm; daß ich also keine anderen Bücher und Abhandlungen las zu dem Zwecke, den Tatsachenbereich zu vermehren, der dem Werk einverleibt werden sollte. Bei dem ungeheuren Tatsachenvorrat der heutigen Biologie ist es kein Brüsten mit Kenntnissen, wenn ich hinzufüge, daß selbst der geringe, zufällige Kenntnisbestand meines schwachen Gedächtnisses schon viel zu groß war, um mit dem vorgeschriebenen Umfang auszureichen, und demgemäß in abermaliger Auswahl sehr erheblich eingeengt werden mußte. Ja, bei jedem Kapitel tat ich mir Zwang an, um es nicht auf den gesamten verfügbaren Umfang anschwellen zu lassen. — Was also hätte Nachlesen helfen sollen? Es hätte mir nur das Herz beschwert mit der Aussichtslosigkeit, Lesefrüchte nun auch entsprechend zu verwerten. Höchstens im Interesse größeren Gleichmaßes der Stoffbehandlung, namentlich nach der botanischen Seite hin, hätte die Erweiterung des Buchwissens beigetragen; hoffentlich ist eine bescheidene Bevorzugung solcher Teilgebiete, die mir näher lagen, kein zu schlechter Ersatz dafür in einem Werk, worin man vielleicht mit Recht bloße Kompilation zu finden wünscht, während es nun doch hier und da seine persönliche Note erhielt. So habe ich denn das Schrifttum nur dort zu Rate gezogen, wo ich der authentischen Treue meines Erinnerungsbildes nicht sicher war oder wo ich mich einer Stelle entsann, die zweckmäßigerweise wörtlich zu zitieren war.

In einer Beziehung unterscheidet sich das Resultat der Niederschrift auch methodisch von der grundlegenden Arbeit Comtes: Ostwald sagt, daß es bei ihr nicht stark darauf ankam, ob sie den Stand positiven Wissens mit 1826 oder 1832 abschloß. Heute würde es auf einen Zeitraum von sechs Jahren schon mehr ankommen; und da meine Biologie leider nicht, wie Comtes positive Philosophie, sechs Bände füllen darf und demgemäß nicht mehrere Jahre zu ihrer Vollendung beanspruchte, so reichen die in ihr verwendeten Errungenschaften bis zum Beginn des Konzeptes, also bis in den Sommer 1914 hinein; ohne eigens dafür herangeholt zu sein, wie sie sich eben aus dem zufälligen, meist an neuester Zeit geschulten Eindrucksschatz des Gedächtnisses reproduzieren ließen, so wurden jene Forschungsergebnisse eingetragen.

Das nämliche gilt sogar mit Einschluß der jedem Kapitelende und dem Ende des Werkes angegliederten Schriftenverzeichnisse; doch bevorzugte ich solche Schriften, von denen ich wußte, daß sie das Gebiet zusammenfassen und selbst wieder Literaturverzeichnisse bringen, die zu vollständiger Beherrschung der biologischen Wissenschaft weiterleiten können. Meine Unparteilichkeit befahl mir, Werke, mit deren Inhalt ich nicht im mindesten einverstanden bin, gleichberechtigt in die Literaturnachweise aufzunehmen; gestattete mir aber in krassen Fällen einen entsprechenden kritischen Hinweis. Spezialabhandlungen wurden nur ausnahmsweise, wenn ihnen ganz besondere Wichtigkeit zukommt, in die Verzeichnisse aufgenommen.

Mit am meisten hatte ich an der Beschränkung des Raumes zu leiden, wenn ich Tier- und Pflanzenarten als Beispiele einzuführen hatte, ohne voraussetzen zu dürfen, daß der Leser mit den ihm „namentlich" vorgestellten Geschöpfen auch „persönlich" vertraut sein werde. Eigentlich benötigte man eine systematische Übersicht des Tier- und Pflanzenreiches mit Beschreibung der zu Exempelzwecken herangezogenen Formen; eine derartige Übersicht mußte ich in meiner „Allgemeinen Lebenslehre für Mädchenlyzeen", wo sie ganz unvermeidlich war, anbringen. Selbstverständlich wird aber dadurch der „allgemeine" Charakter gefährdet, und hier, wo doch eine im Vergleich zum Mittelschulbuch ausführlichere Darstellung auf verhältnismäßig engem Raum gegeben werden sollte, wäre mir die „Allgemeine Biologie" vollends zu „speziell" geworden. Angesichts des immerhin fühlbaren Mangels kann ich nichts tun, als dem naturhistorisch ganz unbewanderten Leser die Mitwirkung eines fast beliebigen Naturgeschichtsbuches zu empfehlen: es sind von mir diesbezüglich kaum größere Ansprüche gestellt, als sie eine gewöhnliche Mittelschulnaturgeschichte oder irgendein Konversationslexikon erfüllen kann. Am allerbesten eignen sich zu gedachtem Zwecke besondere Wörterbücher, von denen das Heinrich Schmidtsche „Wörterbuch der Biologie" (Leipzig 1912, bei A. Kröner) für uns wieder am meisten in Betracht kommt.

Ich mache auf dieses bei manchem Leser wahrscheinlich zutreffende Bedürfnis aufmerksam, nicht weil ich mein Buch als ein im üblichen Sinne „populäres" kennzeichnen will; sondern ich bin dazu gelangt, jede meiner Veröffentlichungen auf „Gemein-

verständlichkeit" einzustellen. Der wissenschaftlich interessierte Laie mit seinem unbefangenen Urteil und seiner oft erstaunlichen Aufnahmefähigkeit ist im Durchdringen dargebotenen Wissensstoffes sogar leistungsfähiger als der Gelehrte, der sich auf bestimmte geistige Gebiete und Denkbahnen schon festgelegt hat. Außerdem ist es bei der heutigen Ausdehnung unserer Wissenschaft nur einseitigstem Spezialistentum — natürlich erst recht nur in seinem Spezialproblem — möglich, einer auf allgemeinere Verständlichkeit nicht Rücksicht nehmenden Darstellung mit wirklichem Nutzen zu folgen. Deshalb gehorche ich im gegenwärtigen, weiteren Kreisen zugedachten Werke nur der Vorschrift, die ich vor dem Tribunal engerer Fachgenossen und strengster Wissenschaftsgemeinde ebenfalls eingehalten hätte: keinen Fachausdruck erstmalig zu gebrauchen, ohne ihn erklärend einzuführen. Selbst später, wo letzteres behufs Vermeidung ewiger Wiederholungen und Umschreibungen nicht mehr geschieht, sind zahlreiche Seitenhinweise auf die Stelle erster Einführung angebracht und verdeutschte Ausdrücke bevorzugt, wo immer diese den wissenschaftlich-fremdsprachlichen Terminus voll auszudrücken gestatten.

So schicke ich mein Buch hinaus mit dem Wunsche, es möge in eine Zeit treten, die für friedliche Wissenschaft wieder Sinn hat, und die sich von der vorhergehenden Friedensperiode dadurch unterscheidet, daß sie die Wissenschaft, ihre Ergebnisse und Vertreter nicht als fremde, „weltfremde", nur sich selbst und ihren Eigenzwecken genügende Dinge betrachtet — sondern es erlernt, die Forschungsresultate für das praktische, öffentliche Leben, für Gesetzgebung und Gesellschaft auszunützen.

Das wird aber erst möglich sein auf Grund ehrlich einbekannter Überzeugung, daß der Mensch und sein Staat Naturerzeugnis ist und demzufolge technisch beherrschbaren Naturgesetzen unterliegt.

Wien, Februar 1915

Paul Kammerer

Einleitung

1. Begriffsbestimmung und Gebietsabgrenzung

Wissenschaft vom Leben: ihre Erforschung und Erlernung muß sich weitester Teilnahme erfreuen! Denn auch **wir** leben; unser Leben in seinen feinsten Betätigungen ist ebenso Gegenstand dieser Wissenschaft wie das einer Pflanze oder eines niederen Tieres. Der Mensch ist ein lebendiges Wesen, — das werden nicht einmal jene bestreiten, die seine tierische Abkunft und daraus abgeleitete Zugehörigkeit zum Tierreich leugnen: wenn es ein Wissen gibt, das über das Wesen des Lebens, einschließlich des unseren, Auskunft zu erteilen vermag; wenn es eine Lehre gibt, die über Herkunft und Bestimmung des Menschen etwas aussagen kann, so muß es die Biologie sein! Der bewunderungswürdige Mechanismus des Körpers ist ebenso inbegriffen wie der schier unbegreifliche Geistesflug des Genies; die Leistungen des Einzelnen ebenso wie die Bewegungen der Massen, die von den Einzelnen aufgebaut werden, — die unsere individuelle und soziale Entwicklung heraufwachsen ließen durch Kämpfe und Wanderungen aus rohesten Urzuständen, durch Organisation und Erfindungen zur höchsten Blüte der Kultur. Unsere gesamten Kultur- und Geisteswissenschaften, wie Geschichte, Gesellschafts-, Rechts- und Seelenkunde, gehen auf in dieser einzigen, alles lebendige Sein umfassenden Naturwissenschaft, eben der Biologie! Weder privates noch öffentliches Leben, weder Schule noch Haus kann gleichgültig an ihr vorübergehen; und es wird hohe Zeit, rückschauend zu ordnen, was vorwärtsstürmende Pionierarbeit in den letzten ergebnisreichen Jahrzehnten, besonders den drei Quinquennien des 20. Jahrhunderts, dem Rätsel des Lebens bereits abgerungen. Dringend nötig ist eine Rast, in der man verarbeiten und zeigen kann, ob die vielberufenen Fortschritte der Lebenskunde ihren glanzvollen Nimbus in ruhiger Abwägung rechtfertigen! Auf daß uns kein Taumel erfasse, der uns jäh zu ernüchterndem, ja tötendem Sturze bringt; sondern ein Höhenrausch, der Kraft verleiht, uns in sicherem Schwunge immer **noch** höher zu tragen!

Der Begriff „**Biologie**" ist mehrdeutig: zusammengesetzt aus den griechischen Wörtern *βίος* (bios) Leben und *λόγος* (logos) Lehre, bedeutet Biologie die **Lehre vom Leben**; da jedoch die Ansichten darüber, was unter „Leben" zu verstehen ist, schwanken, so wechseln auch die Meinungen über Inhalt und Umfang der Lebenswissenschaft, der Biologie.

Früher begriff man unter Biologie nur die Lehre von den Lebensgewohnheiten der Tiere und Pflanzen: Aufenthalt, Nahrung, Bewegungen, Fortpflanzung. Gegenwärtig gilt dies als Sondergebiet, wofür die Namen Bionomie, Ökologie und Ethologie geprägt wurden: „Ethologie“ — von ἦθος (ethos) Sitte, Gewohnheit — deckt sich am besten mit dem Sinne jenes Teilgebietes und sei zur allgemeinen Annahme empfohlen, während für die noch speziellere Lehre vom Aufenthalt der Tiere, Standort der Pflanzen, seiner klimatischen und sonstigen physikalischen Beschaffenheit der Ausdruck „Ökologie“ — von οἶκος (oikos) Haus, Wohnung — beibehalten werden mag.

Nach anderer Auffassung sei Biologie einfach die Lehre von den lebenden Naturkörpern, Tieren und Pflanzen, — also die vereinigte Zoologie und Botanik; die Erkenntnis nimmt zu, daß Tier- und Pflanzenreich keine scharfen Grenzen, sondern eine gemeinsame Wurzel haben; daß die Lebewesen, die dem Wurzelbereich noch angehören, mit Sicherheit weder der Tier- noch der Pflanzenwelt zugeteilt werden können. Infolge ihrer einheitlichen Abstammung haben aber auch die extremsten Vertreter beider lebenden (organischen) Naturreiche so viel gemeinsam, daß der radikale Ausspruch gerechtfertigt erschien, es gebe überhaupt keine Tiere und keine Pflanzen, sondern nur Lebewesen (Organismen). Solcher Erkenntnis entsprach das Bedürfnis nach einer gemeinsamen organischen Wissenschaft; nur nenne man sie nicht Biologie, sondern zur Vermeidung von Irrtümern (nach dem Vorgange der Gesellschaft Naturforschender Freunde in Berlin, die ein besonderes Archiv dafür herausgab) „Biontologie“, die „Lehre dessen, was lebendig ist“.

Eine dritte, modernste Auffassung will den Geltungsbereich des Wortes „Biologie“ auf eine Lehre von den Lebensäußerungen (Reizbarkeit, Beweglichkeit, Stoffwechsel, Vermehrung) anwenden. Hier scheint sich zunächst eine Schwierigkeit zu ergeben, den Gegenstand von derjenigen Wissenschaft abzustecken, die sich von jeher im speziellen mit den Lebensverrichtungen befaßt hat: der Physiologie. Jedoch schon durch den Zusatz „im speziellen“ ist die Grenze gegeben: die Physiologie beschäftigt sich nur mit den Verrichtungen (Funktionen), und zwar namentlich der einzelnen Lebenswerkzeuge (Organe, Apparate und Organsysteme); die Biologie hat die Tätigkeit der Körperteile mit ihrem gestaltlichen Aufbau in Zusammenhang zu bringen; sie umfaßt nicht bloß die Lehre von den Lebensäußerungen (Physiologie), sondern zugleich auch die Lehre von den Lebensformen (Morphologie); sie stellt eben die Lebenserscheinungen in ihrer Gesamtheit dar. Demgemäß dringt sie von bloßer Erforschung der Reiz- und Bewegungsreaktionen, der Ernährungs-, Ausscheidungs- und Zeugungsvorgänge zu denjenigen Eigenschaften des Lebens vor, die bereits unzertrennlich sind von Beschreibung und Vergleichung der Körpergestalten, wie dies beim Studium des Wachstums, der Entwicklung, der Anpassung und Vererbung unvermeidlich der Fall ist. —

Der gewonnene Standpunkt — zugleich Rückkehr zur ursprünglichen und buchstäblichen Wortbedeutung „Biologie = Lehre vom Leben" — bedarf nunmehr für unsere Zwecke noch einer Ergänzung in Richtung unseres Buchtitels: „Allgemeine Biologie". Im Gegensatze zur Vieldeutigkeit des Begriffes „Biologie" schlechtweg kann es von Rechts wegen nie strittig sein, was man unter „Allgemeiner Biologie" versteht. Denn das hier Begriffene muß bei jeder allgemeinen Wissenschaft prinzipiell dasselbe bleiben. Gegenstand einer allgemeinen Wissenschaft kann es nämlich nur sein, aus ihrem Gesamtgebiete diejenigen Tatsachen zusammenzustellen, die den weitesten Geltungsbereich haben, die einer möglichst großen Zahl von Einzelerscheinungen gemeinsam sind: Tatsachen, die sich folglich dazu eignen, sowohl in der betreffenden Wissenschaft selbst deren sublimsten Überblick zu ermöglichen, als auch dazu, die Gewinnung eines abgerundeten Weltbildes zu befördern. Auf die allgemeine Biologie angewendet, bedeutet diese Definition das Heranziehen solcher Lebenserscheinungen, die einer Maximalsumme einzelner Lebewesen zukommen. Wie schon dem vorigen zu entnehmen, sind Reizbarkeit, Bewegbarkeit, Stoffwechsel, Wachstum, Vermehrung und Vererbung die Grunderscheinungen oder allgemeinen Eigenschaften jedweder lebenden Substanz, ihnen muß also die allgemeine Biologie oder Lebenslehre gewidmet sein. Das einzelne Objekt hat dabei nur die Aufgabe des besonderen Beispieles und Beleges zu erfüllen; es versieht den wichtigen Dienst des Beweismaterials und behütet die Darstellung vor zu großer Abstraktheit, erhöht daher die Anschaulichkeit und wahrt die Verständlichkeit. Immer jedoch muß gegenwärtig bleiben: nicht bloß „der Polyp", „der Champignon", „der Seestern", „die Tulpe" entwickelt sich, atmet, nährt sich, besteht aus Zellen, pflanzt sich fort, — sondern alle, alle pflanzlichen und tierischen Bewohner unseres Erdballes tun es. Noch diejenigen einfachsten Lebewesen tun es, die sowohl pflanzlich als tierisch oder, wenn man will, deutlich nicht das eine und nicht das andere sind; und noch die kleinsten Elementarbestandteile eines großen Organismus tun es, die man wegen ihrer Form „Zellen" genannt hat, — jede für sich, obschon in Wechselwirkung mit den anderen; demgegenüber war es wohlbegründet, wenn O. Hertwig sein Lehrbuch „Die Zelle und die Gewebe", als eine neue Auflage nötig wurde, kurzerhand umtaufte in „Allgemeine Biologie"; denn in der Tat sind die Eigenschaften der Zelle und der aus Zellen zusammengesetzten Gewebe zugleich die oben bereits aufgeführten allgemeinen Eigenschaften des Lebens, — ihre erschöpfende Beschreibung gibt zugleich das Gesamtbild des Lebens.

Auch darin charakterisiert sich die Allgemeinheit einer Wissenschaft, daß sie ihren Bereich bis zum weitest möglichen Umfang ausdehnt. Zur universellen Biologie gehört dann, wie hervorgehoben, nicht bloß Formen-, sondern auch Funktionenlehre, nicht bloß das Urwesen- und Pflanzen-, sondern auch das Tierreich, letzteres mit Einschluß des Menschen, — womit dann ungeheure Gebiete der Anthropologie, Ethno-

logie, Psychologie und Soziologie, ja Linguistik, Ethik und Ästhetik einbezogen erscheinen.

Hingegen beabsichtigte ich keine biologische Philosophie zu schreiben. Allenfalls eine philosophische Biologie, — und insoferne ist jede allgemeine Wissenschaft zugleich eine philosophische zu nennen, als sie sozusagen das aus ihrem Bereiche entstammende und zutage geförderte Rohmaterial darbietet, woraus dann die eigentliche Weltweisheit ihre höheren und höchsten Synthesen zu bilden vermag. Dann erst kommt eine geeinte, geschlossene Weltanschauung zustande; was die einzelne Wissenschaft, selbst in ihrer allgemeinsten Fassung, also auch die Biologie, dazu zu liefern vermag, ist immer nur ihr eigenes, also ein spezielles Weltbild. In Weltanschauungsfragen will mein Buch, wie gesagt, kaum eingreifen, sondern, getreu dem Rahmen der Sammlung „Das Weltbild der Gegenwart", wovon es einen Band bildet, nur Baumaterial geben, woraus dann zusamt allen anderen Bänden eine Weltanschauung errichtet werden mag. Aus den allgemein-biologischen Tatsachen philosophische Schlüsse zu ziehen, ist überdies eine Aufgabe, deren Lösung augenblicklich kein so dringendes Bedürfnis ist wie die Sichtung der biologischen Fakten in einer für solche Schlußfolgerung unmittelbar brauchbaren Weise; denn andere haben sich ihr mit Glück unterzogen. Wohl den berühmtesten Versuch dazu stellen Haeckels „Lebenswunder" dar.

Benützen wir diese Festlegungen, um den Unterschied zwischen universeller und spezieller Biologie (oder Biontologie), zwischen allgemeiner Lebenslehre und der Lehre von den einzelnen Lebewesen noch deutlicher herauszuarbeiten, so können wir sagen: bei der letzteren steht das Individuum oder Teile seines Körpers, oder mindestens die naturgeschichtliche Art (Spezies) im Mittelpunkte der Darstellung und tritt als Träger einer Reihe von morphologischen, physiologischen und ethologischen Eigenschaften auf; bei der ersteren der morphologische, physiologische und ethologische Begriff, das biologische Gesetz, wofür das Sonderobjekt nur als Exempel genannt wird. Die spezielle Biologie ist eine induktive Wissenschaft, die das Material für Gewinnung höherer Gesichtspunkte zusammenträgt; die allgemeine Biologie ist eine deduktive Wissenschaft, die aus dem dort aufgestapelten Tatsachenmaterial die großen Gesetze des Lebens ableitet, zu weiten Überblicken und Ausblicken gelangt.

Ein Werk über spezielle Biologie könnte etwa gegliedert werden in einen morphologischen und physiologischen Hauptteil, jener wiederum in einen anatomischen (Beschreibung der fertigen Form) und einen entwicklungsgeschichtlichen, embryologischen (Beschreibung der werdenden Form); dieser in einen enger physiologischen (Betätigung der Teile im Organismus) und einen ethologischen (Betätigung des ganzen Organismus). Oder man könnte die spezielle Biologie einteilen nach den drei Reichen der lebenden Natur: ins Tier-, Urwesen- (Protisten-) und Pflanzenreich, mit ihren

Gruppen höheren und niedrigeren Ranges, den Stämmen (Typen — z. B. Wirbeltiere), Klassen (z. B. Säugetiere), Ordnungen (z. B. Raubtiere), Familien (z. B. Hunde), Gattungen (z. B. Wolf, Canis), Arten (z. B. Haushund, Canis familiaris) und Rassen (z. B. Schäferhund, Canis familiaris pecuarius).

Den Stoff der allgemeinen Biologie aber kann man vernünftigerweise nur nach Eigenschaften ordnen, die jeder lebenden Substanz zukommen, der des Hundes ebenso wie der eines Farnkrauts, der eines Muskels ebenso wie der eines Darmes oder einer Blattoberhaut. Da jede solche allgemeine Eigenschaft noch genauerer Erforschung bedarf und an ihren Erforscher viele Fragen stellt, so kann man auch sagen, der Stoff der allgemeinen Biologie ist zu ordnen nach den großen Fragen, den Grundproblemen des Lebens. Innerhalb jedes derartigen Hauptabschnittes müßte aber das betreffende Problem gleichzeitig von der morphologischen und physiologischen Seite behandelt sein, müßten zoologische und botanische Ergebnisse innig miteinander verwoben und möglichst gleichmäßig berücksichtigt werden. — Für vorliegendes Werk wurden namentlich die physiologischen Eigenschaften oder elementaren Fähigkeiten des organischen Stoffes (Reizbarkeit, Beweglichkeit, Stoffwechsel, Wachstum, Fortpflanzung) als Einteilungsgrund gewählt; daraus darf aber nicht, wie schon flüchtige Einsichtnahme zeigt, auf vorwiegend physiologisches Gepräge meiner „Allgemeinen Biologie" geschlossen werden, das ihr sofort den wichtigsten Charakter des „Allgemeinen" rauben würde; sondern es handelt sich um nichts anderes als um einen ziemlich willkürlich gewählten, äußerlichen Gesichtspunkt für die Disponierung, — um ein Ordnungsprinzip, das mit dem Wesen des Gesamtinhalts wenig zu schaffen hat. Ebensogut hätten die physikalischen, chemischen oder die morphologischen Eigenschaften des lebenden Stoffes, wofern sie ihm nur wirklich allgemein zukommen, als Basis für Kapitelabgrenzungen dienen können, ohne wesentliche Änderung in der Auswahl aufgenommener Tatsachenbestände, die nur in anderer Gruppierung, in anderer und wohl auch für einen größeren Leserkreis schwerer verständlichen Reihenfolge erschienen wären.

Obschon diese Auffassung der „Allgemeinen Biologie" kaum einer abweichenden Deutung unterliegen kann, stehen ihrer Durchführung in Unterricht und Schrifttum doch noch große Schwierigkeiten entgegen. Allzu vorwiegend sind Lehrkanzeln, Lehrbücher und periodische Literatur immer noch in die Lager der Zoologie und Botanik, der Morphologie und Physiologie zerspalten, und erst in neuester Zeit macht sich ein Umschwung bemerkbar. Dafür, daß er sich langsam vollzieht, seien zwei Beispiele erwähnt: an den österreichischen Universitäten[1]) werden Vorlesungen über „Allgemeine Biologie" gehalten, aber in der Weise, daß ein Zoologieprofessor den ausdrücklich so be-

[1]) Jetzt in Umwandlung begriffen! Lehrkanzeln für allgemeine Biologie wurden errichtet an den Universitäten Krakau, Prag usw.

zeichneten „Zoologischen“ und ein Botanikprofessor den „Botanischen Teil“ liest. Dadurch ist natürlich mit einem der wichtigsten Kennzeichen der allgemeinen Biologie schon gebrochen, selbst wenn die zurückbleibenden Hälften nunmehr wirklich den Merkmalen wenigstens einer „allgemeinen Zoologie“ und einer „allgemeinen Botanik“ entsprechen, was dann nicht mehr Sache des Unterrichtsplanes ist, sondern des Unterrichtes selbst in den Händen des betreffenden Universitätslehrers.

In der Mittelschule hat die österreichische Unterrichtsverwaltung auf meine Anregung hin die „Allgemeine Lebenslehre“ als neuen Gegenstand eingesetzt, und zwar — ein allzu eng bemessener Spielraum! — für das zweite Halbjahr der fünften Klasse in Mädchenlyzeen. Aber nicht der von mir ausgearbeitete und eingereichte Lehrplan, von welchem kaum mehr als der Titel benützt erscheint, wurde dem neuen Gegenstande zugrunde gelegt, sondern ein anderer, der die Lehrkräfte und Lehrbücher dazu verführte, das Niveau der allgemeinen Lebenslehre auf dasjenige einer speziellen Naturgeschichte des Tier- und Pflanzenreiches, die doch in den unteren Klassen ohnehin ihren Platz innehält, herabzudrücken. Während ich diese Zeilen schreibe, befinde ich mich gerade mitten im Kampfe um die sinngemäße Durchführung der „Allgemeinen Lebenslehre“, deren durch meinen Vorschlag herbeigeführte Einführung ich bereuen müßte, wenn sich ihr Unterricht auf der Basis weiterentwickeln würde, die ihm augenblicklich gegeben erscheint. In der diesbezüglich und wegen meines (noch nicht approbierten) Lehrbuches „Allgemeine Lebenslehre für Mädchenlyzeen“ geführten Polemik tauchte auch der Einwand auf, meine Ansprüche seien wegen ungenügender Vorbildung der Lehrer (!) unerfüllbar, und der Wunsch, ich möge neben dem fürs Lyzeum und die Hand des Schülers bestimmten Lehrbuche ein weiteres schreiben, das dem Gebrauch des Lehrers dient und etwaige Lücken in seinen allgemein-biologischen Kenntnissen auszufüllen vermöchte. Diese Anregung kam dem bereits gefaßten Beschlusse entgegen, die vorliegende größere „Allgemeine Biologie“ zu schreiben; möge sie nun neben ihren sonstigen Zielen auch dieser schönen Aufgabe gerecht werden, die ihr von dem mir gutgesinnten Teile unserer Lehrerschaft anvertraut wurde!

2. Mechanismus und Vitalismus

Neben der Ansicht, zu der wir uns bekennen, nämlich von der Alleinherrschaft des Kausalitätsprinzips auch im Bereiche der lebendigen Naturkörper, gibt es noch eine andere Anschauung, wonach die bewirkenden Ursachen (Causae efficientes) zur Erklärung der Lebenserscheinungen nicht ausreichen. Während die tote, anorganische Welt durch gesetzmäßigen Wechsel von Wirkung und Ursache restlos begriffen werde, spielten in der lebenden, organischen Welt außer den Wirkungsursachen noch Zweckursachen (Causae finales) mit, die das Leben einer höheren, übernatürlichen und daher nicht mehr kausalen Bestimmung zuführen. Diese Ansicht, am häufigsten als „Vitalismus“ bezeichnet,

tritt, ebenso wie die ersterwähnte, entgegengesetzte, die „mechanistische„ Lebensauffassung, in zahlreichen Versionen auf (so als Neo-Vitalismus, Psychismus, Entelechismus gegenüber dem Materialismus, Monismus, Energetismus). Ihre Erörterung gehört wohl kaum mehr ins Gebiet der eigentlichen Biologie, sondern bereits in dasjenige der Philosophie; da wir uns vorgenommen haben, eigentliche Weltanschauungsfragen außer Betracht zu lassen, so unterbleibt die eingehende Aufzählung, Ableitung und Abwägung der vielfachen vitalistischen und mechanistischen Vermutungen.

Nur um zu vermeiden, daß der Verfasser in Bausch und Bogen einer dieser Richtungen mißverständlich zugewiesen werde, sei ihm gestattet, seinen allgemeinen Standpunkt hierzu klarzumachen. Danach ist weder die mechanistische noch die vitalistische Hypothese gegenwärtig mit genügender Sicherheit gestützt, als daß man sich ihr blindlings anvertrauen dürfte. Niemand darf behaupten, daß es eine besondere Lebenskraft (vitale Energie, Entelechie) gibt, die sich über das die anorganische Natur beherrschende Gesetz von Ursache und Wirkung souverän hinwegsetzt und dadurch aus dem Rahmen der übrigen, der physikalisch-chemischen Energien herausfällt; ebensowenig aber vermag jemand das Gegenteil zu beweisen.

Die theoretische wie die praktische Erfahrung, insbesondere auch die Entwicklungsgeschichte der Naturwissenschaft und Technik lehrte aber eines mit größter Bestimmtheit: wirklicher Fortschritt unserer Erkenntnis ist nur erzielt worden durch Anwendung des physikalisch-chemischen Prinzips; fruchtbar arbeiten können wir nur mit Benützung derjenigen Gesetze, die wir, und zwar in ihrer einfachsten, faßlichsten Weise, auch in der unbelebten Natur vorfinden. Auf die Gefahr hin, einen wesentlichen Faktor vorderhand ganz außer acht zu lassen, tun wir daher selbst bei Erforschung des Lebens am besten, wenn wir die Lebenserscheinungen nur als besonders hohe Komplikationen von physikalisch-chemischen Erscheinungen behandeln.

Im entgegengesetzten Falle erliegen wir der Versuchung, die Lücken unserer Erkenntnis mit bloßen Worten auszufüllen; das Unbegriffene und (nach mancher Ansicht für immer) Unbegreifliche durch Einsetzung von sprachlich konstruierten Begriffen erklärt zu wähnen, ohne gewahr zu werden, daß dieselbe Stelle immer noch leer ist. Wer überall dort, wo er im Leben auf Unbekanntes und (zunächst scheinbar) Unerkennbares stößt, das Walten einer geheimnisvollen, übermechanischen Lebenskraft sieht, der glaubt schließlich die Lebenskraft selber entdeckt und mit ihrer Hilfe alles ergründet zu haben, während er in Wahrheit nichts erreichte, als einen Zusammenschluß der Kenntnis- und Verstandeslücken zu einer großen Terra incognita! Dann gibt es keinen Fortschritt mehr, im wissenschaftlichen Betrieb wird aus der Empirik die Dialektik, aus der Naturwissenschaft eine Papierwissenschaft!

Begnügen wir uns dagegen mit den unserer Handhabung zugänglichen Naturkräften und Naturgesetzen, so sehen wir die

weißen, leeren, unbekannten Flächen zu unserer Freude immer kleiner werden; manch kleine, isolierte Lücken schließen sich ganz, statt in unerwünschter, übermächtiger Weise mit dem mystischen Ganzen zu verfließen. In immer schärferen Umrissen, in immer grellerem Licht erstrahlt dann der Rest dessen, was unserem Denken und Forschen noch verschlossen blieb. „Ignorabimus!" („Wir werden es nie wissen!") sagte der Vitalist Du Bois Reymond; „Ignoramus!" („Wir wissen es noch nicht!") muß zwar auch der Mechanist von vielen Dingen zugeben; aber „Impavidi progrediamur!" („Wir schreiten unverzagt vorwärts!") rief der tapfere Monist Haeckel. Allmählich mehren sich die Mittel, die sicher in unserer Hand ruhen; je genügsamer wir anfangs mit den wenigen haushielten, desto rascher erblühen aus ihnen die neuen: neue Methoden, neue Instrumente zur Herrichtung und Beobachtung, die die Grenzen unseres Erkennens schier ins Ungemessene erweitern.

Soll ich schließlich noch kundgeben, was mir persönlich am wahrscheinlichsten dünkt, und damit — eigentlich über die Schranken des Erlaubten hinaus — ein unbewiesenes, jetzt unbeweisbares wissenschaftliches Glaubensbekenntnis ablegen, so muß ich sagen: die Existenz einer besonderen Lebenskraft kommt mir durchaus wahrscheinlich vor! Also einer Energie, die weder Wärme, noch Elektrizität, Magnetismus, Bewegung (einschließlich Schwingung und Strahlung), noch chemische Energie, noch ein Mosaik von allen zusammen darstellt, sondern eine Energie, die spezifisch nur denjenigen natürlichen Abläufen zukommt, die wir „Leben" nennen. Deswegen beschränkt sie sich aber nicht auf diejenigen Naturkörper, die wir „Lebewesen" heißen, sondern ist mindestens auch im gestaltenden Geschehen der Kristalle zugegen. Weshalb man sie, um Mißverständnisse auszuschalten, vielleicht besser statt Lebensenergie „Formenergie" benennen sollte. Aber nichts Überphysikalisches hätte sie an sich, obwohl sie sich mit bisher bekannten physikalischen Energien nicht identifizieren ließe; keine mysteriöse „Entelechie" (Aristoteles, Driesch), sondern eine echte natürliche „Energie"; nur, gleichwie elektrische Energie an elektrische Erscheinungen, chemische Energie an chemische Umwandlungen, so an Lebens-, Formgestaltungs- und Formwandlungserscheinungen gebunden. Untertan vor allem dem Gesetze von der Erhaltung der Energie: in adäquater Weise umschaltbar in andere Energiearten, wie etwa Wärme in Bewegung und Bewegung in Wärme sich verwandelt.

Doch dies klingt nach Zukunftsmusik. Der reale Standpunkt des Verfassers, nochmals zusammengefaßt, ist folgender: man hätte Innerafrika nicht erforschen können mit stetem Hinweis, dort drüben liegt eben „Innerafrika", und damit Schluß; statt die zwar bekannten und noch nicht „innerafrikanischen" Wege sorgsam weiter zu verfolgen, bis zum Zentrum, welches Ziel war! Im vollen Bewußtsein dessen, daß wir damit nicht die ganze Welt erschöpfen — wie ja unsere Sinne gewiß nicht alle in der Welt existierenden Dinge und die wahrgenommenen nicht von all ihren Seiten her zeigen —, müssen wir unseren geläufigen

Sinnesbahnen folgen. Wir wissen genau, daß wir sie dadurch schärfen, aufnahmsfähiger, weitreichender, empfindsamer machen; wohl mögen wir sie mit der Zeit so weit ausbauen und durch „sinnreich" (!) erdachte Instrumente erweitern, daß das alte Sinnesorgan nicht mehr zu erkennen ist. Daß der Menschheit im Laufe der Jahrtausende zur erhöhten Sensibilität der ursprünglichen noch neue Sinneswerkzeuge erstehen, erscheint auf diesem und nur auf diesem Wege angestrengter Empirie durchaus denkbar! Und somit gibt schon die heutige Erfahrung uns das Recht zur stolzen Behauptung: Vieles ist unerforscht, doch nichts ist **unerforschlich!**

3. Methoden biologischer Forschung

Da die Grundbestimmung der Lebens- wie der gesamten Naturerscheinungen die ursächliche (kausale) ist, so müssen auch die Methoden der Lebensforschung darum bemüht sein, in erster Linie die Ursachen, die den beobachteten Wirkungen zugrunde liegen, klarzulegen. Die sonstigen Richtungslinien, in denen das Leben verläuft, so die zeitliche (temporale) und zweckliche (finale) ergeben sich dann nahezu „von selbst", d. h. durch einfache Gedankenoperationen oder doch ohne daß neue Hilfsmittel nötig würden: man findet mit denen, die zur Ursachenforschung dienten, auch zur Ergründung des ihr untergeordneten Zeit- und Zweckgeschehens das volle Auslangen.

Was weiter hierüber zu sagen ist, gilt strenge genommen nicht für die Biologie allein: es ist ja das Endziel jeder wahren Wissenschaft, die Ursachen der Erscheinungen zu erkennen. Die Ursachen beherrscht man aber nur dann, wenn man die Erscheinungen (Wirkungen) mit ihrer Hilfe willkürlich ablaufen lassen kann. Nur wenn man weiß: gebe ich den und den Anstoß, so wird das und jenes die Folge sein. Hier bewährt sich Ostwalds Wort, es sei Aufgabe der Wissenschaft, die Zukunft vorauszusagen.

Darin aber, die Ursachen so planmäßig zu setzen, besteht das Wesen der wertvollsten naturwissenschaftlichen Methode, des Versuches oder Experimentes. Der Experimentator läßt die Faktoren, die er für eine bestimmte Erscheinung als ursächlich vermutet, einerseits isoliert einwirken, — anderseits schaltet er ihre Wirksamkeit ganz aus oder ersetzt sie durch andere Faktoren, die von den mutmaßlich schuldtragenden abweichen; mit einem Wort, er ändert die in der Natur vorgefundenen, für ihr Durchschauen allzu komplexen Bedingungen nach verschiedenen Richtungen hin künstlich ab.

Jede andere wissenschaftliche Methode bleibt hinter diesem Endziel (mindestens in bezug auf Exaktheit) zurück und dient nur als Notbehelf in Gebieten, die der experimentellen Behandlung noch nicht zugänglich oder für alle Zeit entrückt sind. So erweist sich die Unterlegenheit der anderen Methoden, wenn ohne Experiment, nur durch einfache Beobachtung auf die Ursachen eines Geschehens geschlossen wird. Das vollzieht sich mit Hilfe eines „Post hoc — propter hoc": weil zwei

Ereignisse zeitlich aufeinander folgen, sollen sie auch ursächlich miteinander verknüpft sein, soll das zuerst eintretende Ereignis Ursache, das zweite dessen Wirkung, selbst aber wieder Ursache des dritten sein usw. Es leuchtet ein, daß dies oft ein Trugschluß sein muß und im besten Falle nur eine fruchtbare Arbeitshypothese liefert, deren Bestätigung erst das Experiment zu erbringen hat. Denn jedes kann seine besondere Ursache haben; die zeitliche Aufeinanderfolge besitzt dann keine andere als eben nur zeitliche Beziehung — ein Zusammentreffen, das wir „zufällig" nennen. Die aufeinanderfolgenden Ereignisse können aber auch eine gemeinsame, dritte, der Beobachtung entzogene Ursache haben. Im ersten Fall wird Wiederholung der Beobachtung bald das Zufällige und nicht Ursachengemäße der Beziehung ergeben; im zweiten Falle jedoch, dem der gemeinsamen Ursache, kann auch das nichts helfen: je öfter wir die Beobachtung wiederholen, desto näher wird der Trugschluß auf kausale Beziehungen gelegt werden.

Durch bloße Beobachtungen und deren Vergleich wird uns also zwar offenbar, daß Ereignisse durch irgendwelche Beziehungen miteinander verknüpft (korreliert) sind. Aber diese Beziehungen brauchen keine unmittelbar ursächlichen zu sein. Ihre Kenntnis führt daher nicht zur Beherrschung des Vorgangs, führt nicht zum obersten Ziele jedweder Wissenschaft. In einem Satz läßt sich das so ausdrücken: die vergleichende Beobachtung macht uns mit Häufigkeitsverhältnissen (Korrelationen), aber nur der Versuch mit ursächlichen Verhältnissen (Kausalitäten) bekannt. Hier ist auch die Statistik inbegriffen, die den Einzelbeobachtungen nur quantitativ, durch ihre tausendfältige Wiederholung, überlegen ist, qualitativ aber denselben Fehlerquellen unterliegt, sowie sie als Ursachenforschung benützt werden soll.

Stellt demnach die experimentelle Methode die gegenwärtig höchste Form wissenschaftlicher Untersuchung dar, so folgt daraus, daß sie in der Geschichte jeder Wissenschaft immer zuletzt angewendet wird. Auch die Wissenschaft selbst, nicht bloß die Dinge, von denen sie handelt, hat ja ihre geschichtliche Entwicklung: und man könnte sie ebenso wie die sogenannte „Weltgeschichte" und ebenso wie die ungleich umfassendere „Erdgeschichte" in drei Epochen: Altertum, Mittelalter, Neuzeit einteilen —, beschreibende, vergleichende, erklärende (experimentelle) Epoche. Dem könnte man noch eine Urzeit vorausschicken, die, von reiner Mythe ausgefüllt, dennoch oft phantastische Vorahnungen späterer fruchtbarer Gedanken erkennen läßt.

In der ersten, ernst zu nehmenden Periode werden die einzelnen Objekte und Erscheinungen einfach beschrieben, die zahlreichen Einzelbeobachtungen häufen sich zum Berg des Wissens, aber er ist eigentlich noch keine Wissenschaft, er liefert nur die Keime, die Anlagen dazu. Jene speziell beschreibende (deskriptive) Naturgeschichte, verbunden mit Sammeln der beschriebenen Naturobjekte, die nach ihrem hauptsächlichen Betriebsort, den Museen, den Namen „Museologie" erhalten hat, gehört vorwiegend noch dieser ersten wissenschaftlichen Periode an. Doch

betrachtet der moderne Museumsbetrieb als seine Hauptaufgabe die natürliche Ordnung der aufgestapelten Naturschätze, die Systematik, und reicht mit dieser Pionierarbeit schon weit in die nächste Periode hinein.

In der zweiten Periode werden die Einzelbeschreibungen zueinander in vergleichsweise Beziehungen gesetzt, was zur Auffindung gemeinsamer Züge führt, die einer Gruppe von Erscheinungen anhaften, in weiterer Folge daher zu einer Einteilung in Gruppen hinleitet. Je höher in der ersten Periode der „Berg des Wissens" angewachsen war, desto mehr und eher erwacht das Bedürfnis, ihn leichter besteig- und überblickbar zu machen. Das eben gelingt durch Vergleich, und die Vergleiche führen zum System. Die aufgedeckten Beziehungen oder Korrelationen zwischen den Einzeltatsachen können oft bereits ursächlicher Natur sein; mit Bestimmtheit ansehen kann man es ihnen niemals auf Grund der vergleichenden Methode allein. Indem sie versucht, zur Erkenntnis von Kausalitäten zu gelangen, entfernt sie sich stets schon vom festen Boden der Empirie und wird zur geistigen Spekulation, die nicht zu irren braucht, aber leicht irren kann und unkontrollierbar ist. Daher unterliegen die spekulativen Ausdeutungen der Vergleichsresultate fortwährend wechselnden Moden, während es nach Loebs diesbezüglich vielleicht sogar allzu optimistischer Meinung in der experimentellen Wissenschaft keinen Rückschritt gibt. — Wenn wir, ohne natürlich scharfe Grenzen setzen zu wollen, die Museen als eigentliche Stätte der beschreibenden Naturgeschichte bezeichnen, so dürfen wir die Hochschulen mit ihren Instituten und Seminaren als Pflegeort der vergleichenden Naturgeschichte betrachten.

Erst die dritte Periode, die des analytischen Experimentes oder planmäßigen Versuches unter künstlich abgeänderten Bedingungen, gibt uns die spekulationsfreie, jederzeit durch exakte Nachprüfung kontrollierbare Beherrschung der Ursachen und damit auch deren kausale Erklärung in die Hand. Als Pflegestätte der experimentellen Biologie können bis jetzt im allgemeinen nur die selbständigen Forschungsinstitute (biologischen Stationen) angesehen werden.

Hinsichtlich der Geschwindigkeit, mit der die einzelnen Wissenschaften jene drei Perioden durchmachen, herrschen große Verschiedenheiten. Am schnellsten hat die Physik und Chemie die experimentelle Stufe erklommen; demzufolge begrüßte man, als vor etwa 30 bzw. 40 Jahren die Zoologie und Botanik ebensoweit kam, diesen Fortschritt mit den Worten, man habe gelernt, die Methoden der Physik und Chemie auf die Lehre von den Lebewesen zu übertragen. Heute gibt es auch schon eine experimentelle Mineralogie, Geologie und Paläontologie, und überall, wo das Experiment seinen Einzug hält, verjüngt sich die Wissenschaft trotz Erreichung ihrer Vollreife und gewinnt die überraschendsten Ergebnisse. Dabei steht jede kleinste Arbeit in Beziehung zum Ganzen; die experimentelle Epoche kennt nahezu kein unfruchtbar-einseitiges Spezialistentum. Im Gegensatze dazu mußte z. B. die Meteorologie, der das Experiment

weniger zugänglich war, im Kreise der Naturwissenschaften zurückbleiben. Charakteristisch ist es auch, daß überall dort, wo unmittelbar praktische Zwecke gebieterisch zu raschem Aufschwung drängten, seien es technische, kommerzielle oder Heilzwecke, die Methodik schneller von den untergeordneten Stufen bloßer Beschreibung und Vergleichung zur übergeordneten Stufe des Experimentes ihren Fortgang nahm: so war es in der Bakteriologie und Pathologie und vielen anderen Gebieten der praktisch angewandten Biologie, wie der Bier-, Wein-, Essig- und Teigfabrikation, der das experimentelle Studium der gärungserregenden Hefepilze unentbehrlich war, sowie in der Gärtnerei, der landwirtschaftlichen Tierzucht, der land- und forstwirtschaftlichen Pflanzenzucht.

Nun darf man das aber nicht so auffassen, als sei ersprießliche experimentelle Tätigkeit ohne die voraufgegangenen Stufen denkbar. Vielmehr ist jede die notwendige Voraussetzung für die folgende: die Beschreibung das unentbehrliche Fundament für den Vergleich, dieser die Basis fürs zielbewußte Experimentieren. Beweis dafür sind solche Wissenschaften, wo unvermitteltes Übergehen zum Experiment ohne genügende Beschreibung und namentlich Vergleichung den Fortschritt hemmt. Eine Zeitlang war dies bei der Tierphysiologie (nie in gleicher Weise bei der Pflanzenphysiologie) der Fall, mit ihren ewig selben Probierobjekten, von denen Frosch, Kaninchen und Meerschweinchen sprichwörtlich geworden sind. Erst seit wir eine vergleichende Physiologie haben, ist die Bahn zu weiterer Erkenntnis, sind die Zusammenhänge mit den übrigen biologischen Disziplinen wieder frei. Darum ist es unrecht, die Vorteile der einen Methode gegenüber der anderen, wie es oft geschieht, in tendenziöser Weise herauszuspielen; ebenso unrecht, Leuten, denen niedrige Einschätzung älterer Methoden durchaus ferne liegt, eine solche Mißachtung zuzuschreiben, wie es mir oft geschah. Es sei denn, daß Mißachtung schon darin erblickt werde, die Überlegenheit der experimentellen Methode, der, wie gesagt, die beschreibende und vergleichende Methode vollkommen unentbehrlich bleiben, in ruhiger, sachlicher Weise eben nur festzustellen.

4. Bearbeitung von Grenzgebieten

Wie erwähnt, wurde die Anwendung des Experimentes auf die Biologie als ein Herüberholen aus Physik und Chemie bezeichnet; dies beschränkt sich nicht auf rein methodisches Entlehnen, sondern schenkte uns außerdem zwei überaus wertvolle, eigentliche Grenzgebiete, die Biophysik und Biochemie, die uns geradezu physikalische und chemische Gesetze in den Lebenserscheinungen wiederfinden lassen und uns so tatsächlich bis an die Grenze dessen führen, wo das Leben solchen, in der unbelebten Natur herrschenden Gesetzen noch sicher gehorcht — eine Grenze, die unter der analytischen Lupe jener gemeinsamen Wissensgebiete ebenso zweifellos immer weiter und weiter vorrückt. Genaueres darüber erfahren wir im Kapitel über „Leben und Tod".

Unsere im Abschnitt „Begriffsbestimmung und Gebietsabgrenzung" gegebene Definition der allgemeinen Biologie hatte schon berücksichtigt, daß die Bearbeitung von Grenzgebieten ebenfalls durchaus zum Gepräge allgemeiner Wissenschaft gehört. So sehr ist der universelle Charakter einer Wissenschaft durch Bearbeitung von Grenzgebieten bedingt, daß beispielsweise Ostwald die von ihm mitbegründete physikalische Chemie an sich schon „allgemeine Chemie" nennen durfte; sie ist Physik der kleinsten Teilchen. In analoger Weise findet auch die allgemeine Biologie ihren Inhalt im wesentlichen erschöpft durch die Kenntnis von den kleinsten Bestandteilen des selbständigen Lebens, den Zellen, — und weiter, in biophysikalischer und biochemischer Vertiefung, durch die Lehre von den lebenstätigen Elementen, den die Zelle zusammensetzenden lebenden Eiweiß- oder Biomolekülen. Grenzgebiete der Biologie zu dem von uns gewohnheitsmäßig als „tiefstehend" angenommenen Leblosen hinab sind also Biophysik und Biochemie; Grenzgebiete zu dem von uns so betrachteten „höchsten Geschöpf" hinauf sind Anthropologie (einschließlich Ethnologie, Archäologie und Medizin), Soziologie (einschließlich Jurisprudenz), Psychologie, Ethik und Ästhetik. So umfängt über die Biologie hinweg ein nirgends unterbrochenes Band anorganische und organische Naturwissenschaften und Geisteswissenschaften; so gibt ihre Lehre ein getreues Bild von der Einheit und Unzertrennlichkeit des Universums.

Biologische Philosophien:

Albrecht, E., „Vorfragen der Biologie". Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1899.

Bergson, H., „Materie und Gedächtnis". Jena, E. Diederichs, 1908.

Bergson, H., „Schöpferische Entwicklung". Jena, E. Diederichs, 1912. (Man muß anerkennen, daß Bergson seinen der nüchternen Verstandestätigkeit abgeneigten, gefühlsmäßigen, also eigentlich wissenschaftsfeindlichen Standpunkt nicht ohne Größe vertritt.)

Driesch, Hans, „Philosophie des Organischen". Leipzig, W. Engelmann, 1909.

Flaskämper, Paul, „Die Wissenschaft vom Leben. Biologisch-philosophische Betrachtungen". München, E. Reinhardt, 1913.

Fließ, W., „Der Ablauf des Lebens. Einleitung in die exakte Biologie". Wien, F. Deuticke, 1906.

Fließ, W., „Vom Leben und vom Tod". Jena, E. Diederichs, 1914. (Die Periodizität und Serialität im Studium der Naturerscheinungen ist gewiß bedeutungsvoller, als man heute vermutet.)

Gaule, Justus, „Kritik der Erfahrung vom Leben". 2 Bände. Leipzig, S. Hirzel, 1906.

Haeckel, Ernst, „Die Lebenswunder. Gemeinverständliche Studien über biologische Philosophie". Leipzig, A. Kröner. Große Ausgabe 1904. Volksausgabe 1906.

Lamarck, J. B. de, „Zoologische Philosophie". Deutsch von Arnold Lang, Leipzig 1876. 2. Aufl. 1903. (Vgl. auch F. Kühner, „Lamarck, Die Lehre vom Leben" in „Wissenschaft und Technik". Jena, E. Diederichs, 1913.)

Locy, W. A., „Die Biologie und ihre Schöpfer". Deutsch von E. Nitardy. Jena, G. Fischer, 1915.
Mackenzie, W., „Alle fonti della vita. Prolegomini di scienza e d'arte per una filosofia della natura". Genua, A. F. Formiggini, 1912.
Reinke, Joh., „Die Welt als Tat". (Wo Vitalismus entwicklungsfeindlich wird, kann seine Schädlichkeit auch der tolerantesten Ansicht nicht verborgen bleiben!)
Reinke, Joh., „Philosophie der Botanik". Leipzig, J. A. Barth, 1906. (Fromm!)
Spencer, H., „Prinzipien der Biologie". 2 Bände. Stuttgart, Schweizerbart.
Uexküll, J. v., „Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung". München, F. Bruckmann, 1913. (Der auf nervenphysiologischem Gebiete hochverdiente Spezialforscher gerät in seinen gesammelten Aufsätzen auf bedenkliche, durch brillanten Stil leider zur Irreführung weiter Kreise geeignete Abwege.)

I. Urzeugung (Archigonie)

1. Zeugnis der Kosmologie (Astronomie und Geologie)

Soll anschaulich werden, an welche kosmischen Bedingungen und Epochen der Bestand des Lebens gebunden ist, so muß man sich die Entwicklungsgeschichte, das Werden und Vergehen eines Himmelskörpers in Erinnerung rufen.

Im unendlichen, kalten Weltenraume wogt heißer Urnebel, worin alle Stoffe gasförmig sind. Durch Wärmeabgabe in den Weltraum, der davon doch nie merklich wärmer wird, müssen sich die Dämpfe zusammenziehen, muß sich schließlich ein großer Teil davon verflüssigen. Die Zusammenziehung (Kondensation) ergibt eine Kugel, denn das ist die Form jedes freischwebenden Flüssigkeitstropfens; mit Annahme der regelmäßigen Gestalt ist notwendig die einer regelmäßigen Bewegung verbunden; wirbelten die Teile im Urnebel fast regellos durcheinander, so ist der Flüssigkeitsball, abgesehen von seiner Weiterbewegung im Raume, nur noch zur Drehung (Rotation) um seine eigene Achse befähigt. Die Endpunkte der Drehungsachse (Pole) bleiben ruhig, aber von hier aus nimmt die Rotationsgeschwindigkeit allseits zu und erreicht in demjenigen größten Kreis, dessen Ebene auf der Drehachse senkrecht steht (Äquator), das Maximum. In der Äquatorialgegend wirkt daher die Schwungkraft am stärksten ein, während sie in den Polargebieten sehr gering ist; der Riesentropfen erleidet dadurch eine Änderung seiner (im flüssigen Zustand ja noch bildsamen) Kugelgestalt: Abplattung an den Polen, dementsprechend Vorwölbung am Äquator. Letztere kann so weit gehen, daß hier Substanzverluste eintreten: Abschwingen kleinerer Fetzen oder Abheben eines konzentrischen Ringes längs des Äquators. Die Fetzen müssen sich bald wieder zu Kugeln ballen; aber auch der feurig-flüssige Ring hat nicht Bestand, sondern zerreißt, und seine Fragmente nehmen Kugelgestalt an; der große Zentralkörper hat kleinere Begleitkörper (Trabanten) erhalten, der Fixstern (Sonne) seine Planeten, der Planet seine Satelliten (Monde).

Mittlerweile schreitet die Wärmestrahlung und mithin die Abkühlung der Himmelskörper fort; nicht alle ihre Substanzen können mehr den flüssigen Zustand bewahren, sondern sie verdichten sich noch weiter zum festen Zustand. Naturgemäß wird dies an der Oberfläche, wo ja die Wärmeverluste am stärksten sind, am frühesten eintreten; es bildet sich eine feste, kühle Erstarrungskruste rings um einen Kern, der heiß genug wäre, um in Schmelze, ja bei seinem Zentrum sogar in

Dampf zu verharren, falls nicht etwa der ungeheure Druck des auf ihm lastenden starren Panzers es verhindert und einen zwar ungeheuer überhitzten, aber gleichfalls starren Zustand herbeizwingt. — Die Temperatur, bei der die Körper in ihre verschiedenen Aggregatzustände übergehen, ist bekanntlich für die einzelnen Stoffe sehr verschieden; Eisen schmilzt erst bei ungleich höherer Temperatur als Blei, Alkohol verdampft schon bei wesentlich niedrigerer Temperatur als Wasser usw. So kommt es, daß selbst ganz außen Substanzen übrigbleiben, die trotz vorgeschrittener Abkühlung im flüssigen, ja gasförmigen Zustande verblieben: die Wasser- und Lufthülle in diesem Stadium befindlicher Himmelskörper. Da die Erkaltung auch jetzt nicht innehält, so muß es zuletzt dahin kommen, daß auch die schwerst kondensier- und gefrierbaren Substanzen in die feste Form übergehen; der Himmelskörper ist dann vollkommen tot und starr — vorausgesetzt, daß ihm nicht schon vorher eine andersgeartete Störung, etwa der Gravitationsbewegung, ein Ende bereitet hat.

Da der Erkaltungsprozeß desto rascher fortschreitet, je kleiner der erkaltende Körper ist, so erstarren die Monde rascher als die Planeten, diese rascher als ihre Sonnen, obwohl sie der Zeit ihrer selbständigen Existenz nach jünger sind. So besitzt der Erdenmond keine Atmosphäre und kein Wasser mehr; andererseits ist unsere Sonne eine feurig-flüssige (natürlich teilweise auch noch gasförmige) Riesenkugel, an deren Oberfläche die Verfestigung in Gestalt der „Sonnenflecken" eben erst begonnen hat. Dazwischen liegende Stadien zeigen unsere Erde und andere Planeten unseres Sonnensystems, so der Mars (älter als die Erde), so Jupiter und Venus (jünger als die Erde). Auch für das Stadium mit äquatorialer Ringabhebung besitzen wir in unserem Planetensystem ein Beispiel, den Saturn; und für den gasförmigen Urzustand stehen uns die Nebelflecke vor Augen.

Die schöpferische Phantasie eines Kant und Laplace, von neueren Forschern ergänzt und verbessert, hat diese verschiedenen Formen von Himmelskörpern, die im Weltraum gleichzeitig nebeneinander bestehen, als Entwicklungsstadien erfaßt, die der Verlauf ungeheurer Zeiträume ineinander übergehen läßt. Und selbst das Endstadium soll wieder in den Anfang zurückkehren, wenn zwei erstarrte Himmelskörper aufeinander stürzen; kleine Abweichungen in der von gegenseitiger Anziehung und Abstoßung geregelten Bahn — Fehler, die sich im Laufe der Jahrmillionen summieren, müßten mit Bestimmtheit früher oder später zum Zusammenstoß führen. Der gewaltige Anprall läßt „Funken" stieben, deren Hitze ausreicht, alles wieder in Gas aufzulösen. Daher stamme die hohe Temperatur des Urnebels; und auch zu seiner Bewegung, die sich später in die Rotation der Himmelskugeln verwandelt, gibt jene Katastrophe den Impuls. Vielleicht genügt schon die enorme Temperaturdifferenz zwischen Nebelfleck und Weltraum, um Bewegung entstehen zu lassen; so würde im „Anfang" ein Teil der Wärmeenergie in Bewegungsenergie, am „Ende", das zugleich neuer Anfang ist, umgekehrt ein Teil kinetische in thermische Energie verwandelt. —

Welche Episode in der Existenz des Himmelskörpers eignet sich nun einzig und allein dafür, daß Lebewesen ihn besiedeln? Aus physikalischen Gründen (nachzulesen im Abschnitt „Zeugnis der Physik") kann es nur die sein, während welcher alle drei Aggregatzustände vertreten sind: eine hinlänglich dicke Erstarrungskruste über dem heißen Inneren, eine Wasserhülle über der Kruste, eine Lufthülle um das Ganze. Es sei denn, daß es Organismen anderer Konstitution geben könnte, wie sie das Märchen in Gestalt feuerfester und feuerspeiender Drachen ersann; der wissenschaftlichen Vorstellung sind sie entrückt.

Hingegen kann nicht als unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß andere Planeten als die Erde von lebenden Geschöpfen bevölkert werden. Da zweifellos schon einige in unserem Sonnensystem und sicher viele in anderen Sonnensystemen die notwendigen Temperatur- und sonstigen klimatisch-meteorologischen Bedingungen dafür bieten, so sträubt sich der logische Verstand gegen die Annahme, just unsere Erde sei die einzige belebte Welt. Positives darüber vermögen wir freilich nicht auszusagen. Wegen allzugroßer Entfernung kommen andere Planetensysteme für tatsächliche Untersuchung nicht in Betracht; von den Mitgliedern unseres Systems hat sich die Meinung, daß Leben vorhanden sei, am hartnäckigsten vom Mars behauptet. Sein rotes Licht wollte man einer Vegetation zuschreiben, die rot belaubt sei; was auf der Erde eher die Ausnahme bilde, wie bei Blutbuche, Rotalgen und anderen lichtempfindlichen Gewächsen, sei dort Regel. Außerdem wollte man zeitweise einfach auftretende und dann wieder verdoppelte Streifen von regelmäßigem Verlauf als gigantische Kanäle deuten, die intelligente, uns technisch weit überlegene Marsbewohner anlegten, um gegenüber der schwankenden Verteilung des Marsmeeres gefeit zu sein. In Amerika soll man ernstlich daran gegangen sein, sich durch riesige Lichtsignale mit den Marsleuten ins Einvernehmen zu setzen, und ungeheure Summen zu diesem Zwecke zu stiften (Lowell). Moderne Astronomen (z. B. Maunder, Evans, Newcomb) neigen dazu, die „Marskanäle" für optische Täuschungen zu halten; unwillkürlich zieht das Auge Linien zwischen schwer erkennbaren Objekten in unregelmäßiger Anordnung, oder zwar scharf erkennbaren Punkten, die aber durch unbestimmt abschattierte Flächen getrennt sind. Wenngleich nachgewiesen wurde, daß beispielsweise auch auf Mondkarten zuweilen solche „Kanäle" zu sehen sind, erklärt diese „Lösung" des Rätsels doch nur unvollkommen, inwiefern gerade der Mars, noch dazu in periodischem Wechsel, ein so bevorzugter Gegenstand der Sinnestäuschungen war. Demgegenüber scheinen die Forschungen von Svante Arrhenius dem Problem der Marskanäle und des roten Marslichtes näherzukommen; der genannte Kosmologe erblickt die Marsoberfläche als Sandwüste, die durch Eisenoxyd rotgefärbt ist, — eine Formation, die ja auch auf der Erde, z. B. in der Sahara, reich vertreten erscheint. Die „Kanäle" aber seien Erdbebenspalten, deren Verschwinden durch Nachsinken des losen Sandes, deren Wiedererscheinen durch Weiterreißen des Sprunges hervorgebracht werde.

Die Frage, ob auf anderen Sternen Leben anzutreffen sei, besitzt, abgesehen von ihrem allgemeinen Interesse, noch Einfluß auf Entscheidung einer anderen Frage: nämlich ob unser Erdenleben von fremden Welten hierhergebracht oder bereichert sein könnte. Ob nicht überhaupt ein belebter Planet den anderen, sobald er in das dazu gehörige Stadium getreten sei, kolonisiere und gewissermaßen mit seinen Lebenskeimen infiziere? Kelvin, Cohn, Richter, Helmholtz, Gümbel, Hahn suchten, wie's am nächsten lag, in den auf die Erde herabfallenden Meteorsteinen das Transportmittel für den Verkehr der Lebewesen von Planet zu Planet. Nach älterer Auffassung wären die Meteoriten Reste zertrümmerter Himmelskörper, nach neuerer (Arrhenius) entstünden sie durch Zusammenbacken von kosmischem Staub, der durch Strahlungsdruck aus Fixsternen ausgeschleudert wird. In beiden Fällen hätten die Meteore Hitzegrade durchgemacht, die sie zusammen mit der nachträglich raschen und tiefen Erstarrung im Weltraum nur um so ungeeigneter machen, Lebenskeime lebensfähig zu beherbergen; zum Überfluß entzünden sie sich beim Herabfallen durch die Reibung in der Atmosphäre und werden so nochmals gründlich sterilisiert. — Was außer ihnen noch „vom Himmel gefallen“ sein soll, wie die sogenannte Meteorgallerte, also organische Substanz, entpuppte sich stets als sehr irdisches Produkt: entweder als Froscheileiter, von Störchen und Reihern ausgespien, oder als Zitteralgen (Nostoc), die bei nassem Wetter oft ungeheuer rasch das Erdreich überziehen. Noch größer ist die Täuschung beim „Froschregen“, wenn gelegentlich eines Gusses Tausende frisch verwandelter Frösche oder Kröten die Tümpel verlassen, wo sie als Kaulquappen lebten, und Weg und Steg bedecken; oder wenn in Regenpfützen plötzlich in Menge seltsame Krebstiere auftauchen, weil der Grund von früherer Füllung der Mulde her zahlreiche, ohne Verlust ihrer Entwicklungskraft eingetrocknete Dauereier (vgl. S. 238) enthielt. Insbesondere ist ja der große Kiefenfuß (Apus) auffällig genug und sieht so fremdartig aus, daß die Vermutung seiner außertellurischen Herkunft sich dem Laien aufdrängen mußte.

Dennoch hat neue Forschung die Hypothese der „Weltinfektion“ oder „Planetenimpfung“ wiederum wahrscheinlicher gemacht durch Maxwells Entdeckung des Strahlendruckes. Die schwingenden Teilchen des Lichtäthers, so wenig Materielles an ihnen ist, besitzen trotzdem ein meßbares Gewicht; und Arrhenius, der die Lehre vom Strahlungsdruck zur Erklärung einer Reihe bisher schwer verständlicher kosmischer Phänomene verwertet, macht es glaubhaft, daß leichteste, kleinste Lebenskeime, wie Pilz- und Algensporen, eingekapselte Urtierchen, Bakterien u. dgl. durch jenen Druck in die Atmosphäre gepreßt werden können. Auf geeigneten, feuchten Nährböden würden sie ihre schlummernde Lebenstätigkeit wieder aufnehmen und Gelegenheit haben, ungeheure Entwicklungswege — auf der Erde vom Urwesen einerseits zur Blütenpflanze, andererseits zum Wirbeltier — zurückzulegen.

Für Arrhenius' Theorie spricht die Tatsache, daß Mikrobenkeime sozusagen allgegenwärtig sind („Panspermie“); sie finden sich dem

atmosphärischen Staub beigemengt, ruhen überall den Erdschichten eingebettet, schweben im reinsten Wasser und in höchsten Luftregionen; durch sinnreiche Fangapparate hat man sie im physiologischen Laboratorium auf dem Monte Rosa ebenso festgestellt wie bei Ballonfahrten. Ihr geringes Gewicht läßt sie wohl bis an die Grenze der Atmosphäre gelangen; hier könnten sie bereits vom Strahlungsdruck erfaßt und in den luftleeren Weltraum getrieben werden, um schließlich in der Atmosphäre eines anderen Planeten zu landen und seiner Schwerkraft anheimzufallen. Die Zeit, innerhalb deren sie lebensfähig, aber nicht lebenstätig umhergetrieben werden können, scheint fast unbeschränkt zu sein und erstreckt sich bei manchen jedenfalls auf viele Jahre; gelangen sie schließlich nach langer Irrfahrt auf ein ihnen zusagendes Substrat, so wächst augenblicklich eine üppige Mikroflora und -fauna heran.

Bedeutet die „Weltinfektion" eine Lösung des Urzeugungsproblems? Sie enthebt jedenfalls zunächst von der Annahme, daß das Leben auf der Erde selbst erstmalig entstanden sein müsse; was sonst zwingend wäre, da die Erde in ihren gluterfüllten Urzeiten für Lebewesen unbewohnbar war. Einige Gelehrte, so E. Schwalbe und Arrhenius selbst, meinen deshalb, es gebe gar keine andere und eigentliche Lösung des Urzeugungsproblems, d. h. der Frage, wie tote, anorganische Substanz sich in organisierte und lebende verwandle; sondern das Leben sei von Ewigkeit her vorhanden, geradesogut wie die Mineralstoffe. Freilich bliebe zwischen diesen und jenen ein Unterschied, der, wie Verworn hervorhebt, den logischen Verstand wenig befriedigt: die unorganischen Stoffe können an Ort und Stelle bestanden, von Anfang an die Entwicklung des Weltkörpers, den sie zusammensetzen, begleitet haben; die organisierten Stoffe aber müssen immer erst nachträglich hintransportiert werden. So sind andere Forscher (Weismann, Przibram) zu dem Schlusse gekommen, mit der „Weltinfektion" sei die Umwandlung toter Substanz in lebende nur um undenkliche Zeiträume rückverschoben; irgendeinmal müsse aber erstmalige Entstehung des Lebens stattgefunden haben, und das Urzeugungsproblem sei daher nach wie vor ungelöst. Dieser Folgerung schließen wir uns um so lieber an, als die Entwicklungslehre zeigt, daß auch die unorganischen Stoffe in ihrer gegenwärtigen Gestalt nicht „von Urbeginn" bestanden haben; daß nicht ewiger Bestand, sondern ewiger Wechsel, stete Umgestaltung die Losung des Lebens wie des Todes sei. Das einzelne Geschöpf entwickelt sich aus den Keimzuständen zum ausgewachsenen Zustand; es stirbt dann und zerfällt unter Rückverwandlung in anorganische Substanz; aber auch anorganische Elemente zerfallen und bauen sich wieder auf. Eins geht ins andere über; durch zahllose Zwischenstufen ist verbunden, was in Endgliedern weit getrennt erschien. Und so führt auch wohl eine kontinuierliche Reihe herauf von den einfachsten leblosen Stoffen bis zu den höchsten Stufen des Lebens. Das „Zeugnis der Kristallographie" kann uns bald mehr darüber sagen.

2. Zeugnis der Paläontologie

In den Gesteinsschichten unserer Erdrinde sind viele Reste von Tieren und Pflanzen früherer Epochen enthalten; schürfen wir bis in die tiefsten hinab, die noch Versteinerungen („Fossilien“) enthalten — vielleicht können wir so über die Anfänge des Lebens Aufschluß erhalten?

Vor kurzem sah man die versteinte Fauna und Flora des „Kambriums“, der tiefsten Formation innerhalb der paläozoischen Periode oder des Altertums der Erde als älteste organische Dokumente an. Jedoch enthalten die dortigen Tonschiefer, Sand- und Kalksteine bereits eine so große Mannigfaltigkeit verhältnismäßig hochentwickelter Formen, daß man die kambrische Tier- und Pflanzengesellschaft nicht als erstentstandene anerkennen darf, es sei denn, man wolle zu einem übernatürlichen Schöpfungsakt Zuflucht nehmen. Hinsichtlich der Pflanzenwelt ginge es noch: denn sie tritt zunächst nur mit Seetangen (Algen) auf; die Tierwelt hingegen ist sofort nicht nur durch Urtiere, sondern durch Hohltiere, Würmer, Stachelhäuter und Gliederfüßler vertreten, also durch sämtliche Stämme mit Ausnahme der Wirbeltiere.

Im Laufe des letztverflossenen Vierteljahrhunderts sind nun auch in Schichten, die unter dem Kambrium liegen und den Namen „Algonkium“ erhielten, Lebensspuren von altertümlichem Gepräge gefunden worden. Zwar sind Carpenters und Dawsons „Eozoon“, Emmons' „Palaeotrichis“, Matthews Kieselschwammnadeln u. a. mit Wahrscheinlichkeit als „Pseudofossilien“, als scheinbare Versteinerungen entlarvt (das Eozoon z. B. als mit Kalk wellig gebänderte Serpentinballen); und bietet auch das Vorhandensein von Graphit und Schungit (also Kohlenstoffen, die möglicherweise organischen Ursprungs sind) keine unbedingte Garantie: die von Cavau beschriebenen Kreide- und Strahltierchen, ferner Quallenpolypen, Kriechspuren von Würmern (Walcott), Armfüßler (Tanner), Stachelhäuter, Weichtiere und Krebse lassen keinen Zweifel, daß das Algonkium in besonders ursprünglichen Arten annähernd dieselben Stämme besessen hat wie später das Kambrium.

Das beweist nun zwar die Richtigkeit der gleich anfangs, als die algonkische Fauna noch nicht entdeckt war, geäußerten Vermutung: nämlich, daß die kambrische Fauna nicht die älteste sein könne. Allein es bringt uns den wirklich ersten Lebensrepräsentanten der Erde kaum um einen Schritt näher. Denn wenn nicht die meisten Tatsachen, die uns von anderen Wissensgebieten, namentlich von der Entwicklungslehre, aufgezeigt werden, falsch sind, so müssen die ersten Lebewesen einfachste, nur aus einer Zelle bestehende mikroskopisch kleine Gebilde gewesen sein; und ihnen müssen die schon etwas zusammengesetzteren größeren Organismen in viel allmählicherer Reihe gefolgt sein. Einfache Überlegungen zeigen denn auch, daß die Versteinerungskunde (Paläontologie) dem Anspruch, die ersten Spuren des Lebens aufzudecken, unmöglich genügen konnte: der Schluß, daß die unteralgonkischen

Formationen, die bereits der Urzeit (archäischen Periode) angehörenden azoischen Schichten keine Fauna und Flora enthielten, weil sie jetzt keine organischen Reste mehr erkennen lassen — dieser Schluß ist voreilig und bindet nicht. Gerade wenn, wie die Entwicklungslehre es verlangt und die Versteinerungskunde späterer Perioden bestätigt, die Entwicklung der Gruppen immer mit sehr kleinen Formen einsetzt, mußten diese bei der allgemeinen Lückenhaftigkeit des uns überlieferten fossilen Materials am schwersten gefunden werden. Ferner entbehren gewöhnlich die ersten Vertreter der Gruppen schützender, erhaltungsfähiger Hartteile (Schalen, Skelette), — ihre Weichteile aber verwesten natürlich spurlos; primitive Urtiergehäuse kommen überdies (siehe darüber das folgende Kapitel über „Leben und Tod") in so grobmechanischer Weise zustande, daß man etwaigen Überbleibseln nie mit Sicherheit den organischen Ursprung anzusehen vermöchte. Endlich — und dies ist vielleicht das entscheidende Argument — mußten etwaige Versteinerungen in der ältesten Erstarrungskruste durch die ausgedehnten vulkanischen und tektonischen Katastrophen, die von zahlreichen Faltungen, Brüchen und Verwerfungen bezeugt werden, mehrfach umgeschmolzen und dadurch für unser Auge vollends unkenntlich gemacht werden.

3. Zeugnis der Physiologie

Wir sehen uns mithin nochmals auf den Standpunkt zurückgedrängt, wonach, was uns die Vergangenheit vorenthält, in der Gegenwart nachgeholt werden müsse; wenn uns Welt-, Erd- und Versteinerungskunde versagen, den Ursprung des Lebens zu enträtseln, wir trachten müssen, vor unseren Augen Leben entstehen zu sehen.

In der Kinderzeit der Naturforschung, noch im 17. und 18. Jahrhundert, machte man sich's diesbezüglich gar bequem: da sollten Regenwürmer und Engerlinge aus feuchter Ackererde, Band- und Spulwürmer aus Fäkalien im Darm, Flöhe aus uringemischtem Staub in der Dielenritze, Fliegenmaden aus faulem Fleisch, Mäuse aus schmutzigen Hemden und Weizenmehl (van Helmont) „von selbst" entstehen. Bessere Beobachtung und Anwendung einfacher Vergrößerungsgläser ermöglichte es Swammerdam, Harvey u. a., die bis dahin übersehenen kleinen Eier all jener Tiere an ihren Entstehungsorten aufzufinden; und Redi wies nach, daß das Fleisch keine Maden hervorbringt, wenn man den Fliegen durch Gitter den Zutritt verwehrt. „Omne animal ex ovo" („Jedes Tier entsteht aus einem Ei") wurde zum wissenschaftlichen Sprichwort. — Als die Vergrößerungslinsen vervollkommnet und in kombinierter Anordnung, als Mikroskope, verwendet wurden, tauchte freilich die Wunderwelt der Urtierchen auf, die sich nicht durch Eier, sondern einfach durch Zerfall ihres winzigen Leibes vermehren. Man bereitete sich Urtierkulturen, indem man ein Bündel Heu mit Wasser übergoß und stehen ließ: das reine Wasser hatte vorher nichts von ihrer Anwesenheit verraten; mit trockenem Heu konnten doch wohl wasser-

lebende Geschöpfe auch nicht in den Aufguß gelangt sein; also mußten sie aus den dort verwesenden Stoffen erst entstanden sein.

Indessen zeigten Spallanzani, Koch und Pasteur, daß in verkorkten oder noch anders und besser („keimfrei") verschlossenen Gläsern kein Leben entsteht, falls man den Heuabguß vorher hatte aufkochen lassen; jetzt erst wurde man auf die eingekapselten („enzystierten") Keime aufmerksam, die am dürren Grase haften und in dem Augenblicke, da sie mit Wasser in Berührung treten, die vor gänzlichem Eintrocknen schützende Hülle verlassen, nach fast beliebig langem Trockenschlaf oder Scheintod ein neues Leben beginnen. Die faulenden Heu- oder Strohhalme — vorzüglich eignet sich auch in der Luft getrockneter und nachher pulverisierter Salat — sind nur insofern Bedingung für das Gedeihen der Kultur, als sie ihr nunmehr die nötige Nahrung liefern; sonst könnte man ebensogut andere Gegenstände mit großer Oberfläche, woran sich viel Staub mit dareingemengten Keimen hängt, — Papier, Fetzen oder ein Häufchen Staub selber dazu verwenden. Seitdem durch Schleiden die Pflanzen-, durch Schwann die Tierzelle entdeckt und das glasig-schleimige Klümpchen der Urwesen, wie es den Naturfreunden nach Erfindung des Mikroskops im Heuaufguß vor Augen kam, als ebensolche Zelle festgestellt war, — als Elementarorganismus gleich denjenigen, die zu Tausenden und Abertausenden die größeren Lebewesen aufbauen: seitdem mußte das alte Sprichwort modernisiert werden und lautete: „Omnis cellula e cellula" („Jede Zelle entstammt wieder einer anderen Zelle")!

Durch die Experimente von Spallanzani, Koch und Pasteur war nun aber keineswegs, wie es die Zeitgenossen und noch manch Spätere verfochten, die Möglichkeit einer Urzeugung, und sei es nur für die Gegenwart, widerlegt. Es war nur unwahrscheinlich geworden, daß Urwesen der Laboratoriumskulturen darin durch Generatio spontanea entstehen. Mit künstlichen Aufgüssen sind doch wohl die Bedingungen, unter denen Urzeugung statthaben könnte, längst nicht erschöpft; und was die Aufgüsse selbst betrifft, so wies schon Treviranus, dem der geniale Johannes Müller gefolgt ist, darauf hin, daß durch Kochen und Luftabschluß eine Änderung des Aufgusses bewirkt werde, die ihn fernerhin für das Entstehen und Bestehen von Leben untauglich zu machen imstande sei. Soweit sich der Einwand auf die Luftzufuhr erstreckt, ist er zwar von Schröder und Dusch, die durch Baumwolle filtrierte Luft zuleiteten, und von Hoffmann, der etwa von außen einfallende Keime nur durch S-förmige Biegung des Flaschenhalses abhielt, widerlegt worden. Jedoch der ernstere Einwand, daß im Substrat selbst durch seine Sterilisierung nicht bloß bereits vorhandene lebende Keime, sondern auch zu ihrem Entstehen nötige Vorstufen zerstört, ihres organismenbildenden Zustandes beraubt werden, blieb nach wie vor aufrecht.

Die Behauptung, alle Möglichkeiten der Urzeugung seien an jenen Sterilisationsverfahren gescheitert und es sei damit nachgewiesen, daß

Urzeugung, wennschon vielleicht in physikalisch anders beschaffener Urzeit, so doch jetzt nicht mehr vorkomme —, diese bei negativen Versuchsausfällen um so gewagtere Behauptung werden wir nicht anerkennen; schon deshalb nicht, weil es nachweislich einen Ort gibt, wo sich unter unseren Augen immerfort der Aufbau mineralischer Substanzen zunächst in organische, noch nicht lebende Substanzen und dann in lebendes Plasma vollzieht: die Pflanzenzelle. Insbesondere besitzt das Blattgrün (Chlorophyll) hier die wunderbare Fähigkeit, aus Kohlensäure den Kohlenstoff abzuspalten; aber auch aus Wasser gewinnt die Pflanzenzelle den Wasser- und Sauerstoff, aus Ammoniak oder Salpeter den Stickstoff und vereinigt später, was ihr bisher kein von Menschenhand betriebenes chemisches Laboratorium nachmacht, diese zum Aufbau der Eiweißkörper notwendigen Elemente im Biomolekül. Würden durch diesen Prozeß der „Anähnlichung" (Assimilation) neue Lebewesen geschaffen, statt bloß bereits bestehende bereichert und fortgepflanzt, so könnte man von Urzeugung sprechen; jedenfalls beweist er aufs schlagendste die physiologische Möglichkeit, Stoffe, die dem Steinreich angehören, so umzubauen, daß sie in ihrer Synthese Leben bekommen.

4. Zeugnis der Chemie

Mit Feststellung der Pflanzenassimilation ist eigentlich schon gesagt, daß die lebende Substanz keine besonderen Grundstoffe enthält, die nur in ihr vorkommen; sondern durchweg solche, die wir auch in der unbelebten Natur kennen. Zu den vier vorhin genannten wesentlichsten — Kohlen-, Stick-, Sauer- und Wasserstoff — kommen als regelmäßige oder mehr gelegentliche Zutaten Eisen, Schwefel, Phosphor, Natrium, Kalium, Kalzium, Chlor, Magnesium, Silizium, Fluor, Brom, Jod, Aluminium und Mangan. Hier könnte zwar eingewendet werden, daß jene Elemente, wo sie in der unorganischen Welt vorkommen, nur als Endergebnisse des Zerfalles, als Derivate ehemaligen Lebens aufzufassen seien, — und am ehesten könnte dies etwa vom Kohlenstoff gelten; allein der Einwand schwebt haltlos unbeweisbar in der Luft, trotzdem er von einem französischen Autor, der die ganze Erdoberfläche als ein Produkt von Lebewesen ansprach, in dieser Form versuchsweise vorgebracht wurde.

Ist es somit vollständig gelungen, lebende Substanz in ihre Einzelteile zu zerlegen (zu analysieren), so ist es umgekehrt auch gelungen, aus diesen Elementen organische Stoffe künstlich aufzubauen (zu synthetisieren). Nur, ihnen auch Leben einzuhauchen, organische Substanz zur organisierten zu machen, ist nicht gelungen. Wöhler schuf schon zu Beginn des 19. Jahrhunderts künstlichen Harnstoff, also wenigstens ein Abbauprodukt des Lebens; auf solche Dissimilationsstoffe beschränkten sich lange die synthetischen Versuche; bis durch Emil Fischer u. a. nacheinander Kohlehydrate, Fette und einfachere eiweißartige Körper hergestellt wurden, also bereits alle Hauptverbindungen, aus denen sich der

Gesamtorganismus zusammensetzt und die daher auch, behufs Ersatz verbrauchten Materials, sein Nahrungserfordernis bilden. Doch ist es wiederum so, daß nur der schon lebende Organismus selbst es vermag, die Nahrungsstoffe seinem Leben dienstbar zu machen: der Chemiker vollbringt die imponierende Leistung, die Lebensstoffe vorzubereiten; aber sie zu lebendigem Tun zu mengen, — diese höchste Synthese gelang ihm noch nicht.

5. Zeugnis der Physik

Das Leben ist eben nicht allein als chemisches Problem zu begreifen: das Lebewesen besitzt nicht bloß eine chemische, sondern auch eine physikalische Struktur. Hier ist ein Weg offen, auf dem die Eroberung des Lebens abermals nach einer neuen Seite hin weiter vorschreiten kann. Die Forschung muß dabei vorgehen wie ein Belagerungsheer, das der Festung eines ihrer Forts nach dem anderen einzeln wegnimmt; hat es alle, so hat es auch die befestigte Stadt.

Kehren wir flüchtig nochmals zu jener Hypothese zurück, wonach Pilzsporen, Bakterien u. dgl. vom Strahlungsdruck in den Weltenraum entführt werden, um irgendwo auf fernem, fremdem Planeten zu landen. Halten wir diese kosmologische Spekulation zusammen mit der geologischen Erkenntnis, daß Leben nur auf einem Himmelskörper erstehen und bestehen kann, der eine feste, eine flüssige und eine luftige Hülle hat. Die Gründe dafür sind einfach darin gelegen, daß die Lebewesen selber, wie wir sie kennen, in sich die drei Aggregatzustände vereinigen: die eigentliche lebenstätige Substanz, der B i l d u n g s s t o f f oder das P l a s m a, befindet sich in einem Zustand, der zwischen fest und flüssig die Mitte hält; das Plasma ist ein flüssig-festes, zäh-fließendes oder weiches Aggregat, welcher Beschaffenheit es das „Bildsame", „Plastische" verdankt, das in dem Namen ausgedrückt ist und in der Vielgestaltigkeit der Lebensformen seinen realen Ausdruck findet. Das Plasma scheidet aber auch ganz starre Produkte ab (Schalen, Knochen, Holz), birgt in sich flüssige Produkte (Blut, Zellsaft) und bewahrt Einschlüsse gasförmiger Qualität. Ein derartiger Organismus ist nur denkbar in Medien und Temperaturen, die gleichfalls alle drei Aggregatzustände und deren Übergänge zulassen. Damit allein sind den Temperaturbedingungen des Lebens schon gewisse Grenzen gezogen.

Bedenken wir weiter, daß der Bildungsstoff demselben Gesetze gehorcht, der auch alle anderen Körper zwingt, bei bestimmter Temperaturhöhe in tropfbar-flüssigen, bei gewisser Temperaturtiefe in starr-festen Zustand überzugehen. Nur daß diese Tiefe und jene Höhe der Temperatur für jeden Körper anders liegt; nicht einmal alle Plasmen, aus denen die millionenfältigen Tier- und Pflanzenarten und ihre Organe bestehen, verhalten sich diesbezüglich übereinstimmend. Dadurch erfahren die Temperaturgrenzen, denen das Leben gewachsen ist, erfährt auch die im Maßstabe der Äonen rasch vorübergehende Episode, in der ein

Stern bewohnbar bleibt, abermalige Einengung. Die Bäume Sibiriens trotzen einer Winterkälte von — 60° C; in heißen Quellen leben manche Schnecken und Algen noch bei + 60° C; damit dürften so ziemlich die äußersten Punkte gegeben sein, bis zu denen Plasma seine zähflüssige Konsistenz noch bewahren kann, ohne nach oben hin, unter Ausscheidung einer leichtflüssigen Masse, in feste Form überzugehen (zu „gerinnen"), nach unten hin starr zu werden (zu „erfrieren"). Plasma einer polaren Pflanze würde aber selbstverständlich schon bei weit niedrigerer Temperatur als + 60° C zerrinnen; Tropen- oder Heißwasserbewohner schon bei weit höherer Temperatur als − 60° eingehen; die angegebenen Grenzen gelten also nur für das Leben im allgemeinen, nicht für seine einzelnen Vertreter, denen noch engere Grenzen gesteckt sind. Die Grenzen gelten aber dabei nur für Lebenstätigkeit, nicht — das sei jetzt im Hinblick auf die Theorie der „Weltinfektion" betont — für latente Lebensfähigkeit.

Nach oben hin fallen allerdings die beiden Grenzen, für Lebenstätigkeit und Lebensfähigkeit, für wirklichen Tod und Scheintod ziemlich zusammen; die Gerinnung („Koagulation") besteht nämlich nicht nur im Festwerden vorher halbflüssig gewesener Eiweißkörper bei der „Hitzestarre", sondern es gehen dabei noch andersgeartete, nämlich chemische Veränderungen im Plasma vor sich, die dessen Entartung („Denaturierung") bedingen. Während bloßer Wechsel des Aggregatzustandes jederzeit umkehrbar („reversibel") ist, also ein geschmolzener Körper jederzeit in den früheren festen Zustand zurückkehren kann, sobald äußere Verhältnisse es erlauben, sind die chemischen Zerstörungen bei der Eiweißgerinnung oft nicht rückgängig zu machen („irreversibel").

Anders bei der „Kältestarre": das Einfrieren der Plasmen ist bei vielen niederen Tieren und Pflanzen fast ebenso leicht und unbeschränkt aufhebbar, wie etwa Eis jederzeit wieder auftauen kann. Das Äußerste, soweit bisherige Beobachtung lehrt, leisten die Sporen des Milzbrandbazillus, die in Versuchen von Macfadyen bei den Temperaturen der flüssigen Luft (— 190° C) wochenlang, bei der des flüssigen Wasserstoffes (— 252° C) 10, nach Arrhenius 20 Stunden lang, bei — 200° C 6 Monate und länger ohne Schaden aushielten. Diese experimentell bewiesenen Tatsachen sind es nun gerade, deren die Theorie der Weltinfektion, um überhaupt möglich zu erscheinen, bedurfte, denn im Weltraum würden die Keime einer Kälte von mindestens — 200° C begegnen. Aber nicht bloß erhalten bleibt die Lebensfähigkeit dem kältefesten Keim, sondern sie wird ihm unvergleichlich länger aufbewahrt, als wenn er sie in reger Lebenstätigkeit rasch verzehren müßte. Ein kalter, luftleerer Raum, wie der Weltraum ihn darstellt und wie er im Laboratorium unter der Luftpumpe künstlich nachgemacht werden kann, bietet gar keine Gelegenheit, Lebensenergien für Assimilations- und Bewegungszwecke zu verausgaben. Ähnlich wie man eingefrorenes Fleisch jahrelang frisch und genießbar erhält, während es freiliegend in wenig Tagen verfaulen müßte; so konserviert sich das

Bakterium, dessen individuelles Leben unter normalen Umständen vielleicht kaum nach Stunden zählt, in der Eiseskälte sicher monate-, wahrscheinlich viele, viele Jahre lang.

So weit also erscheint die Hypothese der „Planetenimpfung" physikalisch gut gestützt; aber auch die (ihr nicht notwendig widersprechende) Hypothese von der erdheimatlichen Entstehung des Lebens hat jüngst durch physikalische Vorgänge große Förderung erfahren. Der osmotische Druck, den mischbare Flüssigkeiten bei ihrem Durchtritt durch poröse trennende Häute („Membranen") ausüben, läßt in Versuchen von Leduc, Quincke, Benedikt und Stadelmann anorganische



Abb. 1. Landschaft aus osmotischen Gebilden im Meerwasser.
(Nach Leduc.)

Stoffe zu champignon-, ast- und gliedmaßenähnlichen Gebilden heranwachsen, die bestimmten Gruppen und Arten von Lebewesen täuschend ähnlich sehen (Abb. 1). Bedeckt man z. B. den Boden einer Kristallisierschale mit reinem Sand, streut verschiedengroße Kristalle von chromsaurem Kali, Eisen- und Kupfersulfat darüber und füllt dann die Schale, die an ruhigem Orte stehen bleibe, mit verdünntem Wasserglas, so entwickelt sich ein scheinbarer Pflanzenwuchs aus blauen, grünen und braunen Bäumchen. Besonders frappierend wirkt es, daß die osmotischen Gebilde, wenn sie unter Süßwasser zustandekommen, tatsächlich in Binnengewässern vorkommende Formen, Fadenalgen, Schimmelpilze, Moose, Malermuscheln u. dgl. kopieren; wenn sie aber unter Seewasser wuchsen, im Meere lebenden Formen, wie Röhrenwürmern, Napfschnecken, Austern, Hydroidpolypen, Aktinien, Kalkalgen usw. ähneln. Nicht bloß in den äußeren Formen, sondern auch in der inneren, zelligen Struktur,

in Verhältnissen des Stoffaustausches und Wachstums haben die osmotischen Gebilde viel Übereinstimmendes mit echten Lebewesen. Insbesondere Leduc hat denn auch aus seinen Erzeugnissen weitgehende Schlüsse für Entstehung des Lebens gezogen: nicht bloß die Urzeugung einzelliger Organismen, sondern selbst höherer Pflanzen und Tiere bis zu den Wirbeltieren hinauf wäre durch sein Verfahren klar geworden. Der Umstand, daß auch die versteinerten Urkunden des ersten Lebens in der algonkischen und kambrischen Formation gleich mit solcher Fülle gutdifferenzierter Formen einsetzen, ist immerhin dadurch einer neuen Beleuchtung zugänglich. Trotzdem schießt jene Folgerung wahrscheinlich übers Ziel hinaus: es handelt sich ja nur um Auftreten von Grenzflächen an Berührungsstellen verschiedener Stoffe, wobei umhüllte Teile durch den osmotischen Druck der die Membran passierenden Flüssigkeit ausgedehnt werden. Zweifellos aber gebührt Leduc das Verdienst, die Mannigfaltigkeit der organischen Formen unserem Verständnis wiederum wesentlich näher gebracht zu haben.

6. Zeugnis der Kristallographie

Am nächsten jedoch von allen gegenwärtigen Erkenntnissen bringt uns der Lösung des Urzeugungsproblemes die Lehre von den Kristallen. In neuerer Zeit wurden eine Menge von Eigenschaften an ihnen ent-

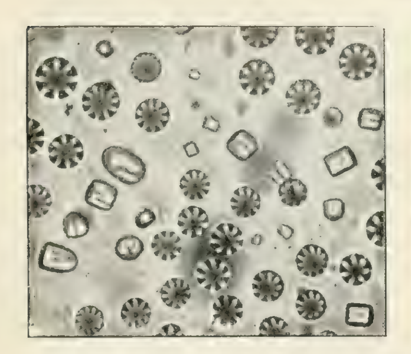
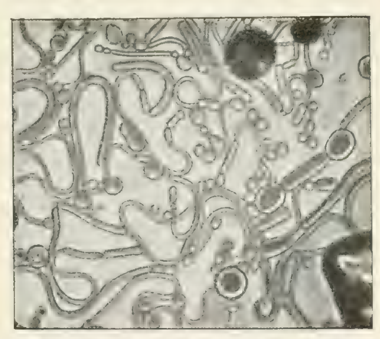



Abb. 2. „Scheinbar lebende" flüssige Kristalle von Paraazoxyzimtsäureäthylester aus Monobromnaphthalin.
(Nach O. Lehmann im „Prometheus" XXV, 1.)

deckt, die diese regelmäßigsten, man möchte sagen planmäßigsten Gebilde der unbelebten Natur den Organismen verwandt erscheinen läßt. Gar aber seit Auffindung der flüssigen Kristalle (Abb. 2) durch Vorländer und Lehmann geht man kaum fehl, in ihnen die eigentlichen Zwischenglieder des anorganischen und der organischen Naturreiche zu erblicken. Tiefere Gründe dafür sowie die Aufzählung ihrer einzelnen Ähnlichkeiten („Analogien") und Gleichheiten („Homologien") mit Organismen soll das nächste Kapitel („Leben und Tod") beibringen;

hier sind die flüssigen und fließend-weichen Kristalle nur insoweit zu berücksichtigen, als sie bereits unmittelbar in die Geschichte des Urzeugungsproblems, seiner wirklichen oder vermeintlichen Lösung, hineingespielt haben.

„Von überwältigender Schönheit," sagt Pauli, „sind die lebhaften Wachstums- und komplizierten Bewegungserscheinungen, die Lehmann an flüssigen Kristallen gezeigt hat und bei denen der Beschauer den Eindruck hat, das Leben und Treiben temperamentvoller Organismen vor sich zu haben." Sie gleichen sich krümmenden Würmern, gleitenden Schlänglein, kriechenden Amöben, Bakterien und Kieselalgen, rollenden Infusorien und rudernden, durch Geißelschläge ihres „Schwanzes" fortbewegten Samentierchen; fast alle Hauptformen, in denen wir auch Urtierchen und Urpflänzchen auftreten sehen, sind unter ihnen zugegen. So wird in der Tat sogar der geübte Mikroskopiker, wenn er ins Kristallgewimmel eines Lösungstropfens blickt, zunächst glauben dürfen, er blicke



Abb. 3. **Künstliche Zellen** („Baryum-Zytoden"), in Meerwasser „kultiviert": links in Teilung, Mitte nach eben vollendeter Teilung, rechts ein Haufen („Kolonie") beisammenbleibender Baryumzellen.
(Nach Kuckuck.)

ins Protistengewimmel eines Sumpfwassertropfens. Derartige Irrtümer, die man mit Rücksicht auf den sozusagen „halblebenden" Zustand der flüssigen Kristalle nicht einmal grob nennen kann, sind denn schon wiederholt vorgekommen; wiederholt vermuteten Forscher, die in einer Lösung fließende Kristalle sich formen und bewegen sahen, Urzeugung echter Lebewesen entdeckt und hervorgerufen zu haben. Dem nahestehende Fälle bieten die Radioben von Butler-Burke, entstanden durch Einwirkung von Radium auf sterile Gelatine; die Helioben von Ramsay; die Eoben oder Vakuoliden von Dubois, erhalten durch Einwirkung anorganischer Baryum-, Radium- und Magnesiumsalze auf organische Medien, sowie die Baryumindividuen von Kuckuck (Abb. 3). Auch die reichhaltigen „Faunen" und „Floren", die Bastian in vorher sterilisierten Nährböden nach Erkaltung auftreten sah, ja selbst Schwefelblumen und die Eisblumen unserer winterlichen Fenster als Beweise dafür, daß einfachste anorganische Stoffe komplizierte organismenähnliche Gestalten anzunehmen vermögen, gehören hierher oder zu den im früheren Abschnitt erwähnten osmotischen Gebilden (Myelinformen).

Ist mithin die alte Forderung, künstlich aus unorganischer Substanz organisierte zu schaffen, noch immer unerfüllt, so ist doch ein anderer Anspruch, der befriedigt sein mußte, wollte man fernerhin ernstlich über Urzeugung diskutieren, in glänzender Weise verwirklicht worden: die Aufstellung von Übergangsgliedern zwischen Mineralien- und Organismenreich. In ähnlicher Art wie recht verschiedene Gruppen des Tier- oder Pflanzenreiches dadurch, daß man Zwischenstufen entdeckte, sich als stammverwandt zu erkennen gaben, so ist dies jetzt auch zwischen den Naturkörpergruppen höchsten Ranges, toten und lebenden Naturreichen, zutreffend geworden. So gut sich die Abstammungslehre z. B. mit Auffindung des bezahnten und geschwänzten, eidechsenartigen Urvogels (Archaeopteryx) zufrieden geben muß und nicht die experimentelle Umwandlung eines Reptils zum Vogel verlangen kann, so sei auch der Urzeugungslehre einstweilen mit Festlegung einer kontinuierlichen Reihe gedient, die Anorganismen und Organismen künftig nicht mehr durch eine jähe Kluft getrennt scheinen läßt. Zweifellos ist das Ideal der Forschung damit noch nicht erreicht; allein wir stehen der Eventualität, daß Urzeugung vielleicht (!) doch nur in allgemein heißeren Urzeiten der Erde möglich war, nicht mehr resigniert und wehrlos gegenüber.

Literatur über Urzeugung:

Arldt, Th., „Wohnstätten des Lebens". Leipzig, Th. Tomas, 1910.

Arrhenius Svante, „Das Werden der Welten". Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft, 1908.

Bastian, H. Ch., „The Evolution of Life". London, Methuen & Co., 1907.

Butler Burke, J., „The Origin of Life". London, Chapman & Hall, 1906.

Le Dantec, F., „Théorie nouvelle de la vie". Paris, F. Alcan, 1896.

Herrera, A. L., „Notions générales de Biologie et de Plasmogénie comparées". Aus dem Spanischen von G. Renaudet, mit Vorwort von M. Benedikt. Berlin, W. Junk, 1906.

Hirt Walter, „Das Leben der anorganischen Welt". München, E. Reinhardt. 2. Aufl., 1914. (Durchaus dilettantenhaft, sehr verfehlte Schlüsse.)

Kuckuck, M., „Die Lösung des Problems der Urzeugung". Leipzig, Joh. A. Barth, 1907. (Die „Lösung" bringt das Buch wohl nicht, aber beachtenswerte Anregungen.)

Münden, Max, „Der Chthonoblast, die lebende biologische und morphologische Grundlage alles sogenannten Belebten und Unbelebten".

Pasteur, L., „Die in der Atmosphäre vorhandenen organischen Körperchen. Prüfung der Lehre von der Urzeugung". (1862.) Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften, Nr. 39. Leipzig, W. Engelmann, 1892.

Preyer, W., „Naturwissenschaftliche Tatsachen und Probleme". Berlin 1880.

Schwalbe, Ernst, „Die Entstehung des Lebendigen". Jena, G. Fischer, 1914. (Verstimmt durch Festhalten des Grundsatzes vom „Ignorabimus".)

(Vgl. auch die Literatur zum folgenden Kapitel über „Organismus und Anorganismus".)

II. Leben und Tod (Organismus und Anorganismus)

1. Allgemeine Eigenschaften der lebenden Substanz

a) Physikalisch-chemische Eigenschaften

Schon in den vorigen Abschnitten mußte wiederholt auf allgemeine Charaktere der lebenden Materie Bezug genommen werden; sie lassen sich nach drei Gesichtspunkten anordnen, als physikalische und chemische (stoffliche), als morphologische (gestaltliche) und als physiologische (lebenstätige) Eigenschaften.

In chemischer Beziehung gehören alle eigentlich lebenden Stoffe (Plasmen) zur hochkomplizierten Gruppe der Eiweiße (Albumine, Proteine); ihr Hauptkennzeichen ist die ansehnliche Zahl von Atomgruppen des Sauer-, Stick-, Kohlen- und Wasserstoffes, die in ein Molekül zusammentreten, weshalb man das Biomolekül als das größte unter sämtlichen Verbindungen ansehen muß. — Die Plasmen verschiedener Tier- und Pflanzenarten sind untereinander nicht gleich; sondern ebenso, wie sich äußere Merkmale finden, an denen man z. B. einen Buchfinken von einem Kanarienvogel unterscheiden kann, so existieren auch chemische Verschiedenheiten ihrer Körperstoffe. Innerhalb ein und derselben Art sind wiederum die Plasmen der einzelnen Rassen und Individuen, die wir ja auch an bestimmten Kennzeichen, so bei Mensch und Haustieren an minimalen Zügen, Charakter und Gewohnheiten auseinanderzuhalten wissen, chemisch untereinander nicht gleich; dies erstreckt sich noch weiter auf die einzelnen Körperteile, wo sich stellenweise sogar sehr starke chemische Differenzen finden, wie zwischen Muskel- und Nerven-, zwischen dieser und Lebersubstanz usw. Ja innerhalb desselben Gewebes, derselben Zelle sind noch regionäre Abgrenzungen chemischer Natur nachweisbar, so zwischen Zelleib und Zellkern. (Genaueres über diesen Punkt unter „Morphologische Eigenschaften".) Man darf darin einen zumindest graduellen Unterschied zwischen Organismen und anorganischen Kristallen sehen, die meist in all ihren Regionen chemisch gleich sind. Die in Farbe, Form und Funktion gelegenen Kennzeichen der Arten, Individuen, ihrer Organe und Elementarbestandteile lassen sich vielfach auf chemische Unterschiede zurückführen; doch spielt auch die physikalische Struktur dabei eine große Rolle. Der Nachweis chemischer Verschiedenheiten im Plasma gelingt durch Analyse, welche die qualitativen stofflichen Unterschiede aufdeckt; dann durch die Präzipitin-

methode, — Bildung eines Niederschlags, dessen Menge einen Schluß auf die quantitativen, gradweisen Unterschiede erlaubt (genaueres darüber im Kapitel „Abstammung"); endlich durch Hofmeisters Methode des Auskristallisierens, wobei sich die Eiweißkristalle selbst nahe verwandter Arten deutlich verschieden gestalten, — hier wird der stoffliche Unterschied in einen gestaltlichen übergeführt und dadurch gleichsam in eine uns verständlichere Sprache übersetzt.

Die Komplexheit der Eiweißmolekel bedingt es, daß ihr Aufbau leicht gestört werden kann; die Proteine sind außerordentlich labile Verbindungen. Schon Zusatz eines Salzes bewirkt, daß Eiweiß aus einer Lösung verdrängt wird; derart ausgesalzenes Eiweiß kann aber neuerdings in Lösung treten, der Vorgang ist umkehrbar, — während Zusatz von Alkohol, Formol, Schwermetallsalzen („Giften") gleich der Hitzegerinnung nicht rückgängig zu machende Zerstörung hervorbringt. Mit der Größe der Eiweißmolekel und dem Aggregatzustande hängt es zusammen, daß Eiweißlösungen schwer in andere Flüssigkeiten dringen („diffundieren") und schwer durch Häute von der Beschaffenheit des pflanzlichen Pergaments und der Tierblasen hindurchtreten („dialysieren").

Das ist eine Eigenschaft, welche die lebende Substanz mit den „Kolloiden" gemeinsam hat und sie in Gegensatz bringt zu den „Kristalloiden", die sich leicht mischen und leicht auch durch Membranen wandern. Unter dem kolloiden Zustand eines Körpers versteht man seine so feine Zerstäubung, daß die Teilchen sich in einer Flüssigkeit (worin er sich nicht lösen darf) schwebend erhalten. Die Teilchen sind nicht so klein wie Moleküle, die bei einer gelösten Substanz im Lösungsmittel suspendiert wären; aber sie geben der in Kolloidform verteilten Substanz eine sehr mächtige Oberflächenentfaltung. Gleichwie z. B. Staubzucker mit Wasser inniger in Berührung tritt als Stückzucker (und sich aus diesem Grunde rascher löst), besitzt auch das Kolloid mit der Flüssigkeit, worin es schwebt, besonders viele Grenzflächen. Wir werden immer besser einsehen, daß die meisten Lebenserscheinungen sich an Flächen äußern, wo zwei verschiedene Medien, ohne jedoch einander lösen zu können, aneinander grenzen. Die großartigste Grenzflächenentwicklung leistet, wie erwähnt, ein kolloidales Stoffsystem.

Die lebenden Stoffe verraten ihre kolloidale Natur noch durch mancherlei andere Eigenschaften, so durch ihre Quellbarkeit, d. i. die Eigentümlichkeit, Wasser nicht bloß in chemischer Bindung, sondern auch zwischen die Moleküle aufzunehmen. Im gequollenen Zustande werden auch die festesten Plasmen („Gelee" im Gegensatz zur flüssigen Phase oder „Sol") so weit flüssig, daß sie einigermaßen den für Flüssigkeiten geltenden Gesetzen der Oberflächenspannung folgen. Dies zeigt sich einesteils in abgerundeten Formen, andernteils in der Fähigkeit, hinter eingedrungenen Fremdkörpern (z. B. Nahrungspartikeln) keine klaffenden Spalten freizulassen, sondern sich sofort wieder zu schließen.

Vorhin wurde erwähnt, daß die lebenden Stoffe infolge der ungeheuren Zusammengesetztheit ihrer Moleküle leicht aus dem chemischen

Gleichgewicht geraten. Darauf beruht ja auch, neben dem weichen, plastischen Aggregatzustand, ihre Bildsamkeit, Veränderlichkeit und Mannigfaltigkeit, wie sie im Artenwandel und der Stammesentwicklung zum sinnfälligsten Ausdruck gelangt. Andererseits wissen wir, daß chemische Umsetzungen im Plasma, soweit sie nicht zerstörender (destruktiver) Beschaffenheit sind und demzufolge von übermächtigen Reagentien (heftigen Giften, starken Säuren, hohen Temperaturen) hervorgerufen werden, zugleich mit großer Langsamkeit verlaufen. Im lebenden Plasma, wo wir regen Aufbau und Abbau (Assimilation und Dissimilation) der Stoffe beobachten, sind daher Einrichtungen getroffen, um die chemischen Umgestaltungen zu beschleunigen, hier und da allerdings noch zu verzögern. Beides geschieht durch eine besondere Gruppe von Eiweißkörpern, die Enzyme oder organischen Fermente. Unter einem Ferment im allgemeinen versteht man ein chemisches Reagens, das selbst nahezu unverändert bleibt, während in seiner Anwesenheit und Mitwirkung große Mengen anderer Stoffe zerlegt oder aufgebaut werden. Der von Fermenten beherrschte Vorgang ist nur eine Änderung der Reaktionsgeschwindigkeit („Katalyse"), und die Fermente selbst sind je nach Umständen Reaktionsbeschleuniger oder -verzögerer („Katalysatoren"). Sie „wirken auf die chemischen Vorgänge ungefähr so, wie das Öl auf eine Maschine, deren Teile rauh sind und stark aneinander reiben. Während die Maschine bei gegebener Kraft nicht von der Stelle gehen will, solange dieser Zustand besteht, wird sie sofort beweglich, sobald man die rauhen Teile mit Öl glättet und dadurch die Geschwindigkeit der Bewegung erhöht". Die Katalysatoren, also auch die Enzyme, „haben niemals die Eigenschaft, Vorgänge zu ermöglichen, die an und für sich nicht stattfinden könnten, sondern sie haben immer nur die Eigenschaft, daß sie an und für sich mögliche und wirkliche Vorgänge auf ein anderes Tempo bringen, daß sie sozusagen das Pendel ihrer Uhr in mehr oder weniger starkem Maße verkürzen oder verlängern" (Ostwald).

b) Morphologische Eigenschaften

Fertigen wir, sehr zweckmäßig mit Hilfe des Rasiermessers, einen recht dünnen Schnitt durch ein lebendes Gewebe — vorzüglich eignet sich dazu pflanzliches Gewebe, etwa ein Laubblatt —, so sehen wir vor uns eine in zahlreiche kleinere Abteilungen geschiedene Fläche, die an den Plan eines Hauses mit dem Grundriß der Zimmer erinnert. In ihrer oft mehreckigen Form haben die Abteile auch mit den Zellen einer Bienenwabe einige Ähnlichkeit, die schon den ersten Beobachtern solcher Gewebsschnitte (dem Botaniker Schleiden, dem Anatomen Schwann) auffiel, und woher der wissenschaftliche Name „Zelle" (Abb. 4) beibehalten wurde. Pflanzengewebe eignet sich aus dem Grunde besonders gut zur Beobachtung von Zellen, weil sie darin viel schärfer voneinander abgegrenzt sind als in tierischen Geweben; die Zellen umgeben sich nämlich an ihrer Oberfläche mit einem Häutchen, der Zell-

membran; diese enthält im Pflanzenreich den — im Tierreich seltenen — Holzstoff (Zellulose), wodurch sie fester und dicker wird, während tierische Zellen häufig membranlos, nackt erscheinen. Ein anderer, im Inneren des Zellplasmas gelegener Bestandteil ist es jedoch, der mit größter Regelmäßigkeit bei den Zellen zugegen ist: ein Stückchen festeres, wasserärmeres, auch chemisch verschiedenes Plasma — der Kern (Nukleus). Wir dürfen demnach Zellleib (Cytoplasma) und Zellkern (Karyoplasma) als ständig wiederkehrende Bestandteile ansprechen, die sich an jeder Tier-, Pflanzen- und Urwesenzelle irgendwie vorfinden müssen, damit man von einer vollwertigen Zelle sprechen kann; und die es auch ermöglichen, jene kleinen Plasmagebilde als wesensgleiche Bausteine der Organismen wieder zu erkennen. Dazu tritt noch, wie bemerkt, in vielen Fällen, besonders an Pflanzenzellen, die den Zellenleib einhüllende Zellhaut oder Zellwand.

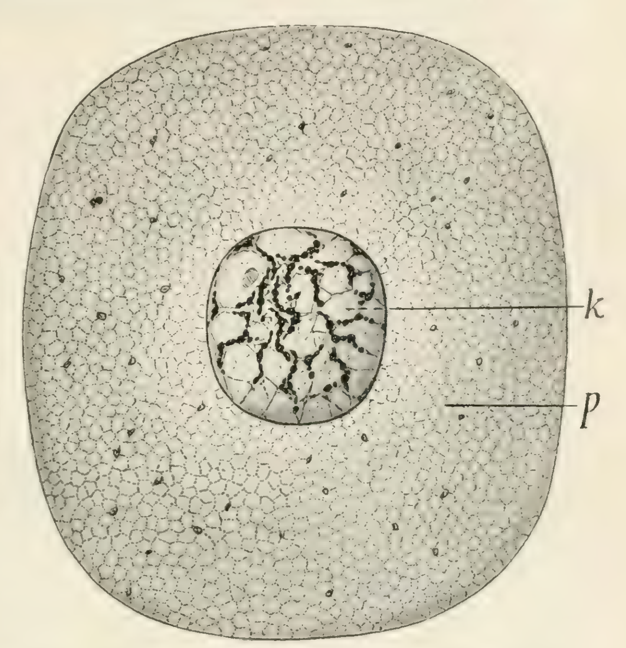


Abb. 4. Zelle (Schema): k = Kern, p = Protoplasma (Zellleib), worin Filarsubstanz und Farbkörnchen sichtbar. Im Kern sieht man links oben das Kernkörperchen, Chromatinkörper und Achromatinfäden.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

Die Urwesen (Urtiere und Urpflanzen) bestehen nur aus einer einzigen Zelle, alle übrigen Tiere und Pflanzen aus vielen Zellen; eine Zelle ist sonach das wenigste, was dazu gehört, um ein Lebewesen auszumachen; wir können sie deshalb mit Recht als „Elementarorganismus" bezeichnen. Nur die Urwesen sind, von diesem Standpunkte aus gesehen, einfache Organismen, alle anderen sind zusammengesetzte Organismen.

Die Angabe, daß jede Zelle aus Kern und Leib besteht, bedarf sogleich einer gewissen Beschränkung; überhaupt ist es ja in der Biologie selten möglich, wie in den anorganischen Naturwissenschaften von ausnahmslos gültigen „Gesetzen" zu sprechen, an deren Stelle „Regeln" häufigsten Vorkommens treten müssen. In unserem Falle

soll dies besagen, daß es Zellen gibt, in denen Unterscheidung von Kern und Leib nicht ohne weiteres möglich ist. Von mancher Seite freilich wird die Existenz solcher Zellen bestritten; man beruft sich darauf, daß in etlichen, scheinbar kernlosen Zellen mit Hilfe verbesserter Färbemethoden doch noch ein Kern gefunden wurde; oder daß (wie bei manchen Bakterien) umgekehrt der Zellenleib übersehen wurde, weil er nur in ganz dünner Schicht den Kern umgibt, der die Hauptmasse der Bakterienzelle abgebe. In wieder anderen Protistenzellen indes steht die Sache so, daß man recht gut die den Kern charakterisierenden Stoffe, besonders die leicht färbbaren („chromatischen") Nukleinsubstanzen im Plasma nachweisen kann; aber sie haben sich noch nirgends zur Bildung eines besonderen, scharf umschriebenen Körperchens verdichtet. Gewissermaßen also ist in derartigen Zellen die Gliederung in Leib und Kern auch bereits vorbereitet; aber nicht in Form einer Lokalisierung der Massen, sondern nur einer Differenzierung von (vorläufig noch vermischten) Stoffen durchgeführt. Diese Verhältnisse trifft man ausschließlich und mit großer Wahrscheinlichkeit bei Urwesen, die Haeckel zur Klasse der „Moneren" vereinigte; nach dem gegenwärtigen Stande der Forschung gehören hierher wohl nur noch die Chromaceen (sogenannte „Spaltalgen") und Bakterien (sogenannte „Spaltpilze"). Vielleicht dürfen sie als ursprünglichste der jetzt bekannten Lebewesen aufgefaßt werden: von den Anorganismen wurde gesagt, daß sie in Gestalt flüssiger Kristalle Übergangsstufen zum Lebenden heraufsenden; dann sind wohl die Moneren, mit diffus im Zelleib verteilten Kernstoffen und daher größter, in Plasma überhaupt erreichbarer Gleichartigkeit der stofflichen Zusammensetzung, als Zwischenglieder annehmbar, die jene Reihe fortsetzen und daher, wenn man es so ausdrücken will, umgekehrt vom Lebenden zum Toten hinabreichen. Wenn wir unserer Ausdrucksweise Vorsicht auferlegen, so geschieht es nicht, weil wir einen unüberbrückbaren Spalt zwischen Organismen und Anorganismen für möglich halten, sondern weil wir seit Erfindung des Ultramikroskopes belehrt worden sind, daß auch noch die Zellen, gleichwie sie selbst durch haufenweises Zusammentreten einen Organismus höherer Ordnung konstituieren, ihrerseits Konglomerate noch niedrigerer Einheiten sind, der „Energiden", die außerdem wahrscheinlich wieder als selbständige, ultramikroskopische Lebewesen („Urenergiden") den Lebensraum bevölkern.

Zellen, die keine oder nur eine zarte Zellwand haben (also vorwiegend Tierzellen), scheiden mit größerer Leichtigkeit als starr umhäutete ihre Absonderungsprodukte aus, die sich, wenn von schwer zerstörbarer Beschaffenheit, rings um die Zelle aufstapeln und nur langsam oder gar nicht hinweggeschafft werden. Die Aussonderung solcher Plasmaabscheidungen muß die Zellen mit der Zeit auseinandertreiben, ja unter Umständen so bedrängen und drücken, daß sie auf vorgerücktem Stadium zugrunde gehen, und nur jene Zellenzwischen- oder Interzellularsubstanz übrigbleibt. Binde-, Knorpel- und Knochengewebe der

Wirbeltiere, die gallertige Stützlamelle der Nesseltiere u. a. sind Beispiele dafür.

Umgekehrt bleibt von Zellen, die harte, zellulosereiche Wände haben (also Pflanzenzellen), nach Zugrundegehen des Zellinhaltes nur die Wand übrig: Holz, Kork und Bast sind bekannte Exempel dafür. Es kann sich auch ereignen, daß die Membran, von der die Zelle umschlossen wird, nicht allseits gleich widerstandsfähig ist oder in bestimmter Richtung von besonderen Druckkräften angegriffen wird. Geschieht dies bei einer Reihe übereinanderliegender Zellen mit den quer gelagerten Zellwänden, so entsteht, da die längs gelagerten Wände übrigbleiben, eine Röhre. Sind die Querwände noch nicht völlig aufgelöst, so ist das Ergebnis eine Siebröhre; ununterbrochen offene Röhren hingegen stellen die Holzgefäße und Milchröhren der Pflanzengewebe dar.

Zelleib und -kern sind nicht etwa die letzten, sichtbaren Strukturen des Lebensstoffes; sondern jeder Bestandteil weist selbst wieder einen zusammengesetzten Bau auf. Zwar die „Wabenstruktur", die von Bütschli und Hofmeister für eine allgemeine Eigenschaft jedes Plasmas gehalten, von ersterem mit Hilfe schaumiger Flüssigkeiten nachgeahmt wurde, hat sich durch ultramikroskopische Untersuchung als spezielle Eigentümlichkeit zahlreicher Urtiere erwiesen; nach Bütschlis „Wabentheorie" sollte festeres Plasma die Wabenwände errichten, flüssigeres den Wabeninhalt abgeben und jede solche Kammer laut Hofmeister ein chemisches Laboratorium für Herstellung besonderer, vom Organismus benötigter Stoffe sein. Ist die Annahme einer derartigen Intimstruktur, seitdem wir die Vergrößerungsgrenzen der gewöhnlichen Mikroskope überschritten haben, hinfällig geworden; so ist doch in vielen Zellen eine Art gröberer, schon mit den üblichen Linsen sichtbarer Wabenstruktur vorhanden, deren Gerüst aus Filarsubstanz („Spongioplasma") besteht, deren Zwischenräume von Interfilarsubstanz („Hyaloplasma") erfüllt werden. Hierzu gesellen sich mancherlei Einschlüsse, wie Flüssigkeits- und gaserfüllte Hohlräume („Vakuolen"), flüssiger „Zellsaft" in wechselnder Menge, Öl- und Fetttröpfchen, Dotterkörnchen usw. Insoferne die Einschlüsse, wenn nicht zu sehr vorübergehend, sondern beständig, der Zelle wichtige Dienste zu leisten haben, also kleine Lebenswerkzeuge darstellen, bezeichnet man sie als „Organellen" (Einzahl „organulum": der Name „Organ" wird ihnen vorenthalten, weil er für ein aus vielen ganzen Zellen aufgebautes Lebenswerkzeug reserviert bleiben soll).

Als wichtigstes Organulum ist der Zellkern selber anzusehen. Auch er ist keineswegs einheitlich, sondern besitzt seinerseits oft eine Kernmembran aus „Amphipyrenin" und einen Kern im Kern, nämlich eines oder mehrere Kernkörperchen (Nukleolen) aus „Pyrenin" oder „Plastin". Weitere Kernstoffe bilden ein Netzwerk von Fäden, die, weil sie sich durch gewöhnliche Farbstoffe nicht sichtbar machen lassen, „Achromatin" genannt werden. Ihnen sind stark färbbare, verschiedengestaltige Körper ein- und angelagert, die insgesamt „Chro-

matin" heißen. Noch verbleibende Zwischenräume werden von einer Flüssigkeit eingenommen, dem Kernsaft; wenn einigermaßen reichlich vorhanden, verleiht er dem Zellkern das Gepräge eines Bläschens, weshalb man z. B. die Kerne der Eizellen statt „Eikerne" auch als „Keimbläschen" bezeichnen hört.

Der Gesamtkern ist kugelig oder ellipsoidisch; öfter auf einer Seite gebuchtet und dann bohnen-, nieren- bis hufeisenförmig; zuweilen stab- oder ringförmig; seltener perlschnurförmig oder verästelt. Als Regel gehört zu einer Zelle ein Kern; doch gibt es mehrkernige Zellen (Abb. 5, Detail 4) in der Leber, im Knochenmark, bei Aufgußtierchen ein Groß- oder Hauptkern (Makronukleus) und ein bis zwei Klein- oder Nebenkerne (Mikronuklei). Bei Schleimpilzen (unter den Urpflanzen) und Wurzelfüßern (unter den Urtieren) ist Mehrkernigkeit dadurch leicht vorgetäuscht, daß (vgl. S. 174) nicht auf jede Kernteilung eine Teilung des Zelleibes folgt; sondern Zellvermehrung in der Weise erfolgt, daß sich zuerst der Kern mehrmals teilt und dann erst sich das Plasma um jedes neugebildete Kernzentrum zerschnürt. Das ist also dann keine ständige, sondern nur eine durch Fortpflanzungsprozesse bedingte, vorübergehende Vielkernigkeit.

Schließlich ist eines bis auf den heutigen Tag ziemlich rätselhaft gebliebenen Zellbestandteiles zu gedenken, der wahrscheinlich allen (zumindest tierischen) Zellen zukommt, wenn er auch manchmal dem Kern eingelagert und dann kaum sichtbar erscheint: des Zentralkörperchens (Zentrosoma), zuweilen in doppelter Zahl, als „Diplosoma" vertreten. Auf alle Fälle liegt es gerne in ziemlicher Nähe des Kernes, bisweilen ihm in einer Bucht eng angeschmiegt. Nicht selten wird das Auffinden des Zentralkörperchens dadurch erleichtert, daß das Zytoplasma seiner engeren Umgebung als „Zentroplasma" abweichende Struktur besitzt.

Schwimmt ein einzelliges Lebewesen frei in seinem flüssigen Wohnmedium, so nimmt die Zelle stets nach Möglichkeit Kugel- oder doch, durch bestimmte, rotierende Bewegungsarten bedingt, sphäroidische, ellipsoidische Form an; „nach Möglichkeit" bedeutet eine Beschränkung mit Rücksicht auf das Vorkommen von starren Hüllen und Schalen, die der Zelle eine abweichende Form aufzwingen. Daß aber die Kugel Ur- und Grundgestalt der freischwebenden Zelle ist, wird verständlich, wenn wir uns an den zähflüssigen Aggregatzustand des Plasmas erinnern; letzten Endes ist die Zelle ein Flüssigkeitstropfen und unterliegt dessen Formgesetzen. Kriecht der Einzeller auf einer Unterlage, so erfährt seine Rundgestalt eine Abplattung.

Mannigfaltigere Beeinflussungen finden statt, wenn die Zelle ihre Selbständigkeit verliert und in Gemeinschaft mit ihresgleichen auftritt (Abb. 5); der Druck von Nachbarzellen läßt dann ebene, erhabene und vertiefte Flächen entstehen, während an wieder anderen Stellen ein Zug ausgeübt wird und das Zustandekommen von Ecken, Spitzen und Zipfeln zur Folge hat. Eine Vereinigung annähernd gleichartiger Zellen nennt man „Gewebe"; abgesehen von ihrer Verrichtung, we-

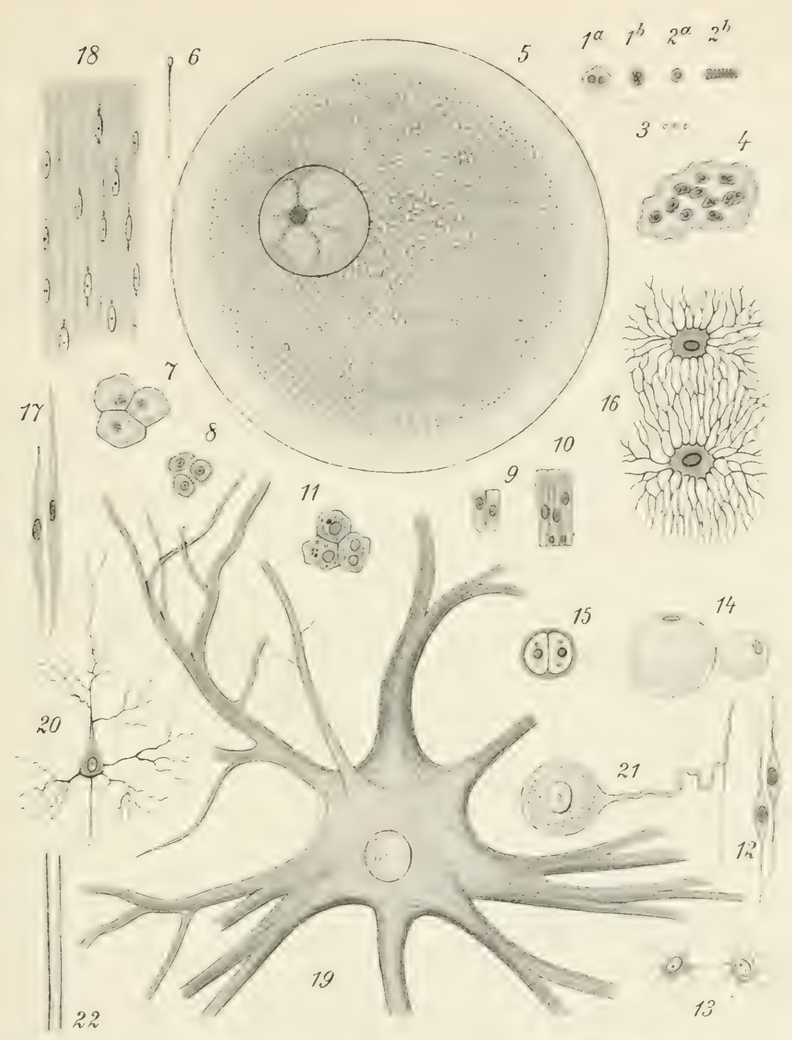


Abb. 5. Verschiedene Zellformen, im gleichen Maßstabe vergrößert: 1a und b weiße, 2a und b rote Blutkörperchen (in b etliche geldrollenförmig aneinanderhaftend, Seitenansicht), 3 Blutplättchen, 4 mehrkernige Riesenzelle, 5 Eizelle, 6 Samenzelle, 7 Platten-, 8 polyedrisches Epithel, 9 u. 10 Zylinderepithel, 11 Leberzellen, 12 Spindelzellen aus Gallertgewebe, 13 Sternzellen, 14 Fettzellen aus Bindegewebe, 15 Knorpel-, 16 Knochenzellen, 17 glatte, 18 quergestreifte Muskelzellen, bzw. Stück einer quergestreiften Muskelfaser, 19 motorische Ganglienzelle aus dem Rückenmark, 20 Pyramidenzelle aus dem Gehirn, 21 Ganglienzelle aus dem sympathischen Nervensystem, 22 Stück einer Nervenfaser mit Markscheide (innen) und Schwannscher Scheide (außen); letztere eine röhrenförmig gewachsene Bindegewebezelle.

(Nach Fürbringer, aus H. Schmidts Wörterbuch.)

nach die Gewebe erst in den Spezialkapiteln „Reizbarkeit", „Bewegbarkeit" usw. zu besprechen sein werden, erhielten sie auch nach der Form der sie aufbauenden Zellen und nach ihrer Lagerung verschiedene Namen: flächenhaft angeordnete Gewebe heißen Epithelien (Abb. 5, Detail 7—10), wenn sie Organismen und einzelne Organe außen bedecken; Endothelien, wenn sie sie innen auskleiden. Epi- und Endothelien können ein- oder mehrschichtig sein, d. h. aus nur einer oder mehreren Lagen von Zellen bestehen. Nach der Form der einzelnen Epithelzellen unterscheidet man Platten-, Pflaster-, Würfel-, Zylinder- und Palisadenepithel, je nachdem die Zellhöhe geringer ist als die Breite, ihr gleich oder in zunehmendem Ausmaße größer.

Wie wir im Kapitel „Entwicklung" genauer hören werden, bilden sich von Epithelien (und Endothelien) aus vielzellige Wucherungen, die sich abspalten; und Einstülpungen, die sich abschnüren. Dadurch entstehen neue Gewebe, die aber von Epithelien abstammen und deshalb epitheloide Gewebe genannt werden. Zuweilen verlassen einzelne Zellen den epithelialen Verband, wandern durch Ausstrecken von Lappen eine Zeitlang umher und schließen sich allenfalls später zu einem „mesenchymatischen Gewebe" zusammen. Neben den Mesenchymzellen gibt es im vielzelligen Organismus stets auch solche, die dauernd ein verhältnismäßig freieres Einzeldasein führen und sich nach ihrer Loslösung nicht wieder den Fesseln eines geweblichen Zellverbandes anschließen; es sind dies die verschiedenen Sorten von Blut- und Lymphezellen (Abb. 5, Detail 1—3), sowie vom Momente ihrer Ablösung vom „Keimlager" bis zu ihrer selbständigen Entwicklung auch die Geschlechtszellen (Abb. 5, Detail 5 u. 6).

Wie durch Zusammenschluß von Zellen ein Gewebe entsteht, so vereinigen sich mehrere verschiedene Gewebe zu einem Organ, mehrere Organe bald zu einem „System", bald zu einem „Apparat". Ein Organsystem bilden zusammenarbeitende Organe, die den ganzen Körper nach allen Richtungen, gewöhnlich in langgestreckter Form als Röhren und Fasern durchziehen (Nerven-, Gefäß-, Muskel- und Knochensystem); als Apparat trennt man hiervon Organe, die ebenfalls ein zusammengehöriges Ganzes bilden, aber in konziserer Abgrenzung (Atmungs-, Verdauungsapparat). Besondere morphologische Wissenschaften, die sich mit den Gestalten der Zellen, Gewebe und Organe beschäftigen, deren ungeheures Erkenntnismaterial aber in der „Allgemeinen Biologie" nur summa summarum verwertet erscheint, sind Zytologie (Zellenlehre), Histologie (Gewebelehre) und Organographie (Organlehre).

c) Physiologische Eigenschaften

In der nun folgenden Aufzählung, die nicht viel mehr geben will, als zur Begriffsableitung (Definition) der allgemeinsten physiologischen Eigenschaften nötig ist, sind die elementaren Fähigkeiten des lebenden Stoffes so angeordnet, daß tunlichst jede die Voraussetzung für die nächstfolgende abgibt; Voraussetzung aller übrigen, — Grundbedingung,

die erfüllt sein muß, damit wir überhaupt „Leben“ festzustellen vermögen, ist die Reizbarkeit (Irritabilität).

Man begreift darunter die Fähigkeit des Plasmas, auf äußere und innere Einwirkungen mit Erregungen zu antworten, zu reagieren. Am besten wissen wir von uns selbst, daß wir nicht gleichgültig und untätig bleiben, wenn ein beliebiger Reiz uns trifft: das Wetter beeinflußt unsere Stimmung, Musik oder gesprochene Worte dringen uns zu Gemüt, die Flamme wärmt oder schmerzt uns, Farben erfreuen das Auge ... Daß wir dies und noch mehr empfinden, wissen wir von uns selbst in jedem Augenblick, auch wenn wir dabei äußerlich ganz ruhig bleiben. Von einem Nebenmenschen, der bewegungslos dasitzt, wissen wir aber schon nicht, ob er heiter, ärgerlich, gerührt, müde ist, ob er sich wohl fühlt, Mitleid empfindet usw. Nur die Sprache vermittelt uns dann die Erkenntnis, wie es mit dem Gefühlsleben unseres Nebenmenschen beschaffen ist. Läßt aber ein greller Lichtstrahl sein Augenlid zucken, ein Stoß ihn zurückfahren, ein Wohlgeruch ihn tiefer atmen, dann werden seine Worte entbehrlich: aus seinen Bewegungen erkennen wir, daß äußere Einwirkungen ihn getroffen und „gereizt“ haben. Fast ausschließlich auf Bewegungsäußerungen sind wir, um auf stattgefundene Erregungen zu schließen, bei sämtlichen Lebewesen angewiesen, die nicht sprechen können — und Sprache ist ja schließlich ebenfalls mit Bewegungen verbunden —; von der Reizbarkeit eines Tieres, einer Pflanze überzeugen wir uns letzten Endes durch deren Bewegung, mag sie sich in Ortsveränderung oder geändertem Wachstum, oder auch nur in einem Stoffwechselvorgang, etwa einer Entleerung oder Drüsenabscheidung, offenbaren. Nur das eigene Ich vermag durch Selbstbeobachtung, durch „Schauen in sein Inneres“ (Introspektion) ein anderes, direkteres Mittel zur Feststellung einer Erregung anzuwenden, welches indes von Fehlerquellen eben wegen seiner zu großen Subjektivität geradesowenig frei ist wie die indirekten Methoden vermöge ihrer zu großen Objektivität. Du Bois-Reymond ist es zwar gelungen, die stattgefundene Erregung in der reizbaren Substanz durch deren geändertes elektromotorisches Verhalten unmittelbar zu konstatieren, ohne auf das geänderte Bewegungs-, Wachstums- und Stoffwechselverhalten in davon mehr minder entfernten „Erfolgsorganen“ angewiesen zu sein; aber einmal bezieht sich diese Errungenschaft nur auf höhere Tiere, bei denen die reizbare Substanz sich bereits in Gestalt eigener Nervenzentren und Nervenbahnen spezialisiert hat, — und ferner sagt uns der Nervenstrom etwas darüber aus, daß eine Erregung vorhanden ist, und allenfalls noch etwas über deren Quantität; aber gewöhnlich nichts über deren Qualität, die wir nach wie vor aus Bewegungserscheinungen (im weitesten Sinne) erschließen müssen. Sie sind und bleiben wertvollste Hilfsmittel für die Reizphysiologie.

Daß Beweglichkeit (Motilität) nur den Tieren, nicht den Pflanzen zukomme, ist ein weitverbreiteter Irrtum. Allerdings ist die Fähigkeit zur Fortbewegung, wobei das Lebewesen als Ganzes den

Ort wechselt, unter den Tieren verbreiteter; aber gewisse Pilze kriechen träge auf der Erde, Kieselalgen auf schlammigem Grunde der Gewässer; die „schwärmenden" Fortpflanzungskörper vieler Sporenpflanzen schwimmen sogar hurtig im freien Wasser. Und allerdings sind die meisten Pflanzen zeitlebens an bestimmten Stellen im Boden verankert, eingewurzelt; aber es gibt doch auch festsitzende Tiere, z. B. die Korallen und Schwämme. Bei solchen an den Ort gefesselten Lebewesen vollzieht sich die Bewegung für unser Auge schwerer erkennbar, mehr im Inneren; in jeder Zelle, auch der pflanzlichen, ist das Plasma in steter Umlagerung und Strömung begriffen. Statt „Beweglichkeit (Motilität)" ist für die in Rede stehende Grundeigenschaft des lebenden Stoffes auch der Name „Zusammenziehbarkeit (Kontraktilität)" eingebürgert; jede Fortbewegung im Lebenden beruht nämlich darauf, daß sich das Plasma hier zusammenzieht, verkürzt, — dort wieder ausdehnt, erschlafft. Auch die Ortsbewegung (Lokomotion) der höheren Tiere kommt durch abwechselndes Verkürzen und Verlängern der Muskelgruppen zustande.

Um die Erregungsabläufe und daran schließenden Bewegungsreaktionen zu leisten, muß die lebende Substanz Kraft verbrauchen; diese Energieverluste müssen ersetzt werden, und das geschieht durch Nahrungsaufnahme. Die Ernährung (Nutrition) ist aber nur ein Teil des gesamten Stoffwechsels (Metabolismus), worin auch der Gaswechsel (Atmung, Respiration) und die Entfernung unbrauchbarer Stoffe aus dem Körper (Ausscheidung, Exkretion) inbegriffen ist. Die Hauptsache bei der Ernährung besteht darin, daß das Lebewesen Stoffe, die es von außen aufnimmt, in Substanzen seines Leibes verwandelt (Aufbau, Assimilation). Nur die grünen, chlorophyllführenden Pflanzen und einige Bakterien sind imstande, diese Leistung mit einfachen, anorganischen Stoffen zu vollbringen: meist unter Vermittlung des (direkten wie des zerstreuten) Sonnenlichtes wird die gasförmige Kohlensäure, werden die flüssig gelösten Mineralsalze so zerlegt und aus ihren Grundstoffen anders wieder zusammengesetzt, daß sie schließlich die Pflanzensubstanz aufbauen, — den lebenden Stoff derselben Pflanzenart, die jene toten Stoffe mit ihren Blättern der Luft, mit ihren Wurzeln dem Grundwasser entnahm. Pflanzen, die kein Blattgrün besitzen (die Pilze, manche schmarotzende Blütenpflanzen), sowie alle Tiere müssen organische Stoffe zur Verfügung haben, um sich zu erhalten; nur was bereits Bestandteil eines anderen tierischen oder pflanzlichen Körpers gewesen ist, also Eiweiß, Fett und Kohlehydrate, kann von ihnen so weit umgebaut werden, daß es sich nunmehr den Bestandteilen ihres eigenen Körpers gleichartig einfügt. Daher nähren sich alle Tiere und nichtgrünen Pflanzen entweder vom frischen lebenden Plasma anderer Tiere und Pflanzen (Räuber, Parasiten, Vegetarier), oder wenigstens von totem, wennselbst schon zerfallenden Plasma (Fäulnisfresser, Saprophyten). Der Aufbau lebender Stoffe ist ständig von ihrem Abbau (Dissimilation) begleitet, der unter reger Verbindung mit Sauer-

stoff (Oxydationen) statthat als Folge ihres Verbrauches bei den Lebensverrichtungen (Erregung, Bewegung).

Solange ein Lebewesen jung ist, beschränkt es sich nicht darauf, nur so viel Stoff aufzunehmen, als zum Ersatz des verbrauchten nötig ist; der Metabolismus ist noch kein genauer Ausgleich, und noch weniger geht er mit Verlusten einher (Katabolismus), sondern ist mit Gewinn verknüpft (Anabolismus). Wenn das Lebewesen sich mit Stoffen bereichert, muß dies in seiner äußeren Erscheinung irgendwie zum Ausdruck kommen; Stoff-, Massenzunahme muß sich naturnotwendig in Größenzunahme, Wachstum, manifestieren. Aber nicht wie beim Schneeball, der übers Schneefeld rollt und dem sich dabei außen immer neue Schneeflocken anschmiegen; schon daß das Lebewesen sein Wachstum der Nahrungsaufnahme dankt, lehrt den Weg, den hier neue Stoffteilchen gehen, wenn sie Größenzunahme bewirken. Sie gelangen zuerst ins Leibesinnere und werden dann in verwandelter Gestalt überall zwischen schon vorhandene Teilchen eingefügt; bleiben also keineswegs dort, wo sie zuerst hinkamen, sondern wandern von innen nach außen unter steter Wahrung der Proportionen und ständiger Berücksichtigung des gerade Nötigsten.

Das Wachstum kann aber nicht grenzenlos weitergehen. Die lebende Substanz ist ja eine zähe Flüssigkeit; ein Tropfen, den wir durch Zusatz weiterer Flüssigkeit wachsen lassen, zerfließt oder — und das geschieht eben gerade bei zähen Flüssigkeiten — zerfällt in zwei Tropfen oder endlich zerstäubt in viele kleine Tröpfchen; die geringe Stärke der die Flüssigkeitsteilchen zusammenhaltenden Kraft (Kohäsion) erlaubt ihm nicht mehr, seine einheitliche Form bei weiterer Größenzunahme beizubehalten. Ähnlich beim Lebewesen: wenn es die Größe erreicht hat, die das einzelne Exemplar, das „unteilbare" Individuum, kraft der physikalischen und chemischen Eigenschaften seines lebenden Stoffes, in letzter Linie kraft seiner Kohäsion, erreichen kann, so wird weiterer Massengewinn keinen Größengewinn mehr bedeuten, sondern die überschüssigen Stoffteilchen werden abgestoßen, — es hat „Wachstum über individuelles Maß hinaus" oder Vermehrung (Reproduktion) stattgefunden. Geradesogut nun, wie zersprengte Tropfen sogleich wieder die ursprüngliche Tropfenform annehmen und auch zur ursprünglichen Größe bis zu neuerlichem Zerfließen heranwachsen können, falls sie Gelegenheit haben, neue Flüssigkeit in sich aufzunehmen, — geradeso wachsen auch die abgetrennten Fortpflanzungskörper durch Nahrungsaufnahme zur alten Form und Größe heran, um schließlich selber wieder fortpflanzungsfähig zu werden. Das Gesagte gilt zunächst für den Grundorganismus, die Zelle; hier zeigen sich in strenger Ähnlichkeit mit dem zähen Tropfen die für letzteren genannten Möglichkeiten seiner Vermehrung: der Zerfall in zwei Stücke („Zweiteilung" der Zelle) oder in mehrere bis viele („Zerfallsteilung"), wobei die Stücke einander gleichgroß (echte „Zellteilung") oder die sich ablösenden, gleichgültig ob in Ein- oder Mehrzahl, wesentlich kleiner sein können als das zurück-

bleibende größte, das dann den Sprößlingen gegenüber als ihr Elternorganismus erscheint („Zellsprossung"). Man hat mir vorgeworfen, daß Kohäsionsverlust als Ursache der Zellteilung und mittelbar der Fortpflanzung überhaupt eine allzu mechanische Erklärung dieses Lebensvorganges sei; und gewiß spielen noch andere Kräfte dabei eine Rolle, die, soweit wir sie kennen, in den Kapiteln „Wachstum" und „Vermehrung" zur Sprache kommen; ebenso gewiß ist es aber allerletzten Endes ein Verlust der zusammenhaltenden Kraft, der die Trennung sich teilender Zellen und sich ablösender Fortpflanzungskörper überhaupt ermöglicht; denn wäre die Kohäsion ihnen verblieben, so müßten sie eben beisammen bleiben.

Fortpflanzung ist auch definiert worden als Fähigkeit der Lebewesen, ihresgleichen zu erzeugen. In dieser Umschreibung ist schon eine weitere elementare Fähigkeit der lebenden Substanz mitbegriffen: das Übergehen der elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen, die Vererbung (Heredität). Daß Fortpflanzungskörper demjenigen Körper gleichen, von dem sie abgestoßen werden, erscheint uns zwar fast selbstverständlich bei solchen Lebewesen, die sich durch simple Zwei- oder Mehrteilung vermehren, denn hier ist jeder Nachkomme nur ein Stück seines Vorfahren, — die Tochterzellen sind abgerundete Stücke der Mutterzelle, deren Eigenschaften den Stücken bei ihrer Loslösung erhalten bleiben müssen, solange nichts Fremdes hinzukommt. Schon weniger selbstverständlich erscheint es unserem Nachdenken, daß aus dem Hühnerei immer nur ein Huhn entsteht; solch ein Ei ist zwar auch ein vom elterlichen Organismus abgegebenes Leibesstück, aber es ist vorderhand dem Elternindividuum so unähnlich wie nur möglich. Während es wächst, an Größe zunimmt, — entwickelt es sich auch, verändert seine Form so lange, bis wieder ein Huhn vor uns steht. Damit noch nicht genug: wir sprachen von der Reizbarkeit und wissen sehr wohl, daß die Wirkung eines Reizes, den wir empfanden, nicht sofort spurlos vorübergeht. Noch nach Jahren erinnern wir uns an Erlebnisse, — noch wochenlang nach Heimkehr vom Lande bleibt unsere Haut gebräunt, allmählich nur weichen die Folgen einer Krankheit. All das wäre nicht möglich, wenn die lebende Substanz nicht die Fähigkeit hätte, solche Eindrücke lange oder dauernd aufzubewahren; irgendwie ist sie durch den empfangenen Reiz verändert worden, und die Veränderung bleibt — zunächst oder für immer — erhalten. In vielen Fällen erlischt die Veränderung auch dort nicht, wo eine Generation aufhört und die nächste beginnt, sondern wenn der Keim sich zum fertigen Lebewesen entfaltet, erkennen wir an ihm die Erlebnisse seiner Vorfahren wieder. Die Abstammungslehre zeigt, daß eigentlich all unsere Merkmale den geformten Niederschlag von Reizwirkungen aus früheren Epochen darstellen, daß letzten Sinnes alle Kennzeichen der zahllosen Arten von Lebewesen in dieser Weise einmal „erworben" werden mußten, um zum dauernden, formbeständigen „Erlebnis" zu werden. So gelangen wir dazu, die „Vererbung" — ein dem Übergehen des äußeren Erbes in

Menschenbesitz entlehntes Gleichnis — als ganz spezielle Phase eines in Wirklichkeit streng kontinuierlichen Vorganges (und zwar als Phase beim Übergang einer Generation in die nächste) zu erkennen; und nicht die Vererbung, sondern die Aufbewahrung bei Reizwirkungen (Gedächtnis im weitesten Sinne oder mnemische Fähigkeit) ist die allgemeinere elementare Fähigkeit der lebenden Substanz. Gleichwie die Fortpflanzung nichts anderes ist als ein Wachstum über persönliches Maß hinaus, so die Vererbung nichts anderes als ein Konservieren gegebener und empfangener Eigenschaften über die Grenzen einer Generation hinweg. Entwicklung und Bewahrung bedeuten dasselbe im individuellen wie Vermehrung und Vererbung im generellen Sinne. — —

Versuchen wir, die Summe dessen, was wir über die allgemeinen, insbesondere die physiologischen Eigenschaften der lebenden Substanz gehört haben, in einer Gesamtdefinition des Lebens auszudrücken, so kann es nicht besser als mit Worten von Wilhelm Roux geschehen: „Eine seit langem gesuchte rein chemische Definition des Lebens ist nicht möglich, weil auch physikalisches Geschehen wesentlich mitbeteiligt ist, das nicht bloß die Folge der chemischen Konstitution ist, sondern auch auf besonderer physikalischer Struktur beruht. Die Definition der Lebewesen kann zurzeit nur auf Grund der uns bekannten Leistungen der Lebewesen geschehen. Die Lebewesen sind danach im Minimum Naturkörper, welche 1. fremd beschaffene Stoffe in sich aufnehmen (Selbstaufnahme) und 2. diese in ihnen, den Lebewesen, gleiche Substanz umwandeln, sie assimilieren (Selbstassimilation), 3. sich aus in ihnen selbst liegenden Ursachen verändern (Dissimilation, z. B. Verbrauch von Eiweiß, Fett usw.), gleichwohl aber 4. durch Selbstausscheidung des Veränderten (Ausscheidung von Kohlensäure, Harnstoff usw. bei den Tieren, Sauerstoff usw. bei den Pflanzen) und 5. durch Selbstersatz desselben durch Nahrungsaufnahme und Selbstassimilation sich ganz oder fast ganz unverändert erhalten können, und 6. durch Überkompensation im Ersatze des Verbrauchten wachsen können (Selbstwachstum), ferner 7. aus hauptsächlich in ihnen liegenden Ursachen sowohl sich zu bewegen (Selbstbewegung, Reflexbewegung) als auch 8. sich zu teilen (Selbstteilung, Selbstvermehrung) vermögen, und dabei 9. ihre Eigenschaften vollkommen auf die Teilungsprodukte übertragen (Vererbung). Es erübrigt noch zu betonen, daß alle diese längst bekannten Leistungen zusammengehören, und daß sie ihrer besonderen Art nach wesentlich in den Lebewesen selber bestimmt, „determiniert" sind, wenn auch ihre „Vollziehung" vielfach von äußeren Faktoren abhängig ist und die Leistungen ihrer Art nach etwas durch äußere Einflüsse modifiziert werden können. Ihre Gesamtheit bewirkt das Besondere der Lebewesen und zugleich ihre hochgradige „Selbsterhaltungsfähigkeit". Die Lebewesen besorgen in der Hauptsache alles zur Herstellung und Erhaltung ihrer Eigenart und, bei Gegenwart von Nahrung, das zur Forterhaltung ihrer Existenz Nötige selber."

2. Anorganische Nachahmung der Lebenserscheinungen

Die eben zitierten Sätze müssen uns sicher davor bewahren, leichtfertig eine Identität oder auch nur Kontinuität zwischen Lebendem und Totem zu behaupten und im besonderen bloße Ähnlichkeiten der äußeren Abläufe für Übereinstimmungen des inneren Wesens zu nehmen. Indessen darf man sich auch umgekehrt nicht von der Tradition, Lebendes und Totes müsse geschieden bleiben, verblüffen lassen, sondern soll in nüchterner Arbeit etwaige Übergänge freizulegen suchen. Halten wir also jetzt Umschau, ob die aufgezählten Eigenschaften lebender Substanz wirklich ihr ausschließliches Eigentum sind; ob sich nicht mindestens Annäherungen und Vorbereitungen dazu auch bei anderen Naturkörpern vorfinden. Die Rouxsche Lebensdefinition enthält oft und mit einer gewissen Betonung das Wörtchen „selbst“: Selbstbewegung, Selbsternährung, Selbstwachstum, Selbstvermehrung usw. Und wirklich empfangen wir bei fast allen Lebensäußerungen den Eindruck, als ob sie spontan und von innen heraus erfolgen; wenn schon die Beziehung eines Reizerfolges zu dem von außen kommenden Reiz klar zutage tritt, so sieht es nichtsdestoweniger so aus, als ob Reizursache und Reizwirkung zueinander in keinem „richtigen“, äquivalenten Verhältnisse stehen, sondern letztere infolge der Eigengesetzlichkeit des Lebewesens unverhältnismäßig größer wäre. Zweifellos beruht dieser Eindruck autonomer Fähigkeiten, selbständiger Initiative der Lebewesen auf unwillkürlicher Gleichsetzung unserer hochkomplizierten menschlichen Tätigkeitsimpulse, bei denen unter anderem frühere Wahrnehmungen bei ehemaligen Entschließungen mitspielen, mit denen anderer, auch niedrigster Organismen.

Überlegen wir also im engen Anschlusse daran zunächst wieder für die „Reizempfänglichkeit“, ob sie durchaus immer rein autonom, von innen heraus zustande kommen muß und nicht auch rein äußerlich bedingt sein kann. Wir vernahmen schon von der Beweglichkeit flüssiger Kristalle, die so groß ist, „daß man einen von lebenden Mikroorganismen erfüllten Wassertropfen zu sehen glaubt, in welchem ein tolles Leben und Treiben herrscht“. Diese Bewegungen nun werden gleich denen der Lebewesen von äußeren Einwirkungen hervorgerufen, die sich Reizwirkungen vergleichen lassen: „Bei schwankender Temperatur ändert sich die Krümmung der flüssigen Kristalle fortwährend; es entsteht eine schlängelnde Bewegung, zu welcher sich auch wohl eine vor- und zurückschreitende gesellt, die vermutlich auf Differenzen der Oberflächenspannung beruht, während die Schlängelbewegung eine Wirkung der molekularen Richtkraft und Attraktionskraft ist, welche die neuankommenden Moleküle zwischen die vorhandenen hineindrückt“ (Lehmann). Auch amorphe (nicht kristallisierte) Tropfen wandern auf eine Wärmequelle los; die stärker erwärmte Seite dehnt sich und zieht den Rest nach — und einen ähnlichen Effekt vermag Flächenanziehung, vergleichbar einem Berührungsreiz, hervorzubringen. Eine Leducsche „künstliche Zelle“

wandert in ungesättigter Kaliumnitratlösung gegen einen darin befindlichen Kaliumnitratkristall und wird durch Alkoholdämpfe zur Umkehr bewogen. Tuschekörner in einem Wassertropfen, der zur Hälfte beleuchtet, zur Hälfte verdunkelt ist, fliehen eiligst aus dem Lichte und sammeln sich im Finstern. Freilich ist in diesen Fällen leicht offenbar, daß allgemein geläufige physikalische Kräfte am Werke sind, um bei einem anorganischen Körper die Antwort auf einen Reiz nachzuahmen; aber nichts spricht dagegen, daß die Reizreaktionen und Bewegungen der primitivsten Urwesen anderen Triebkräften gehorchen. Ist man aber einmal endgültig zu solcher Einsicht vorgedrungen, dann bedürfen auch die kompliziertesten Instinkte und Willenshandlungen der höchsten Organismen keiner neuen Erklärung mehr; denn sie sind ja nur Häufungen jener Elementarorganismen, deren elementares Kräftespiel mit all seiner Divergenz im einzelnen und erstaunlichen Konkordanz im totalen unübersehbar geworden ist.

Fügen wir gleich einige Fälle an, in denen empfangene Reize gleichsam gedächtnismäßig aufbewahrt werden. „Streichen wir einen Stahlstab mit einem Magneten, so zieht er Eisenfeilicht an und läßt ihn bei Entfernung des Magneten wieder fallen. Wiederholen wir aber den Prozeß, so zieht er schließlich den Eisenfeilicht bleibend an, auch wenn der Magnet nicht angenähert ist. Der Physiker nennt dies „remanenten" Magnetismus; die Verschiedenheit des Ablaufes bei Wiederholung desselben Prozesses erklärt er durch eine Veränderung der Intimstruktur des Stahlstabes. Und um nichts anderes handelt es sich in den biologischen Beispielen" (Przibram). Leimgallerte läßt sich durch schwaches Erwärmen verflüssigen, durch neuerliches Abkühlen wieder fest machen. „Wiederholt man diesen Vorgang hintereinander, so nimmt allmählich die Schmelztemperatur ab, die Gelatine wird immer leichter flüssig, und bei genügend häufiger Wiederholung würde sie schließlich auch bei Zimmertemperatur nicht erstarren. Verhält sich die Leimgallerte nicht so, als ob sie ein Gedächtnis für die Wärmeeinwirkung gewonnen hätte, die jedesmal eine spurenweise Veränderung, eine Erinnerung zurückgelassen hat? Als ob sie es geübt hätte, immer leichter auf den „Wärmereiz" anzusprechen?" (Pauli). „Zwei Bleiplatten in Schwefelsäure „formieren" sich mehr und mehr, je häufiger sie elektrisch geladen und entladen werden: hier geht der Vorgang der elektrischen Ladung in der Tat um so leichter und reichlicher vor sich, je häufiger diese Reaktion stattgefunden hatte" (Ostwald).

Bei Erörterung dieser Reizungserscheinungen und ihrer Nachwirkungen haben wir schon mit Bewegungen anorganischer Körper zu tun gehabt, da sie ja das untrüglichste Kennzeichen stattgefundener Reizungen abgeben. Frappierend im Hinblick auf scheinbar selbständige Beweglichkeit wirkt noch das von Gad und Quinke ermittelte Beispiel des Öltropfens, der in einer sodahaltigen Lösung gleich einem der

niedersten Tiere, der Amöbe, beständig Fortsätze ausstreckt; er „zieht sie wieder ein, umfließt gewisse Stoffe, wie die Amöbe ihre Nahrung, und nimmt sie in sein Inneres auf. Kurz, der Öltropfen zeigt alle Merkmale der sogenannten amöboiden oder Plasmabewegung. Es hat sich gezeigt, daß für die Erklärung dieser Bewegungserscheinungen bei der Amöbe sehr gut die physikalischen Gesetze der Grenzflächenspannung herangezogen werden können, die wir vom Öltropfen her genau kennen". — Der Vorgang, den die Amöbe, jenes einfach gebaute Schleimtröpfchen mit Kern, vollführt, um einen allenfalls nahrhaften Fremdkörper in das Zelleninnere zu befördern, wurde hier „Umfließen" genannt; bei genauerer Beobachtung erweist sich aber der Vorgang recht mannigfaltig, als ob die Amöbe verschiedene Methoden hätte, um ihre Beute einzufangen, von denen bald die eine, bald die andere zweckmäßiger erscheint. Dem simplen Umfließen entspricht am besten der „Zirkumfluenz" genannte Teilvorgang, wobei die anscheinend zielbewußt ausgesendeten lappenartigen Plasmafortsätze der Amöbe (ihre „Scheinfüßchen" oder Pseudopodien) dem Fremdkörper adhärieren. Der Prozeß gleicht etwa dem langsamen Herabrollen eines Gummitropfens über eine sanft geneigte Fläche, wobei dem Tropfen ein festes Körnchen im Wege liegt und mitgenommen wird. Schwieriger schon erscheint die rein mechanische Erklärung beim „Import": „Hierbei rückt der Nahrungskörper in den Plasmaleib der Amöbe hinein, nachdem er mit deren Oberfläche in Kontakt gebracht worden ist, ohne daß die Amöbe selbst irgendwelche nennenswerten Bewegungen auszuführen braucht". Die „Zirkumvallation" (vgl. S. 92, Abb. 15) ähnelt insoferne der Zirkumfluenz, als gleichfalls zu beiden Seiten des Fremdkörpers Scheinfüßchen vorgehen; aber diesmal sind sie nicht im Kontakt mit ihm, sondern umgehen ihn, fließen hinter ihm zusammen, so daß rings um den Körper ein Wall entstand, und ziehen jetzt erst den ganzen Lappen samt Fremdkörper zurück; man erhält dadurch völlig den Eindruck eines listigen, aktiven Einfangens der Beute. Bei der „Invagination" endlich erfaßt die klebrige Oberflächenschicht den Fremdkörper und stülpt ihn ins Innere. Die beiden zuletzt genannten Aufnahmeprozesse finden sich überall dort, wo die äußere Schicht (das „Ektoplasma") fest, hautartig wird. Ist diese Zellhaut kontraktiv oder gar nicht gespannt, so erfolgt „Umwallung" (Zirkumvallation); ist sie expansiv gespannt, so führt Verflüssigung der Berührungsstelle zur „Einstülpung" (Invagination). Das Vorkommen von Spannungen einander entgegengesetzten Sinnes erklärt sich aus der Eigenschaft der betreffenden lebenden Kolloide, vom flüssigen Sol- in den festen Geleezustand (vgl. S. 31) und umgekehrt gradweise übertreten zu können: der erstere Prozeß verläuft mit kontraktiver, der Gegenprozeß mit expansiver Spannung. Rhumbler hat all diese Bewegungen, die sich bei der Nahrungsaufnahme einer Amöbe abspielen können, durch Paraffintropfen und andere anorganische Körper, an denen sich die richtigen physikalischen Bedingungen herstellen lassen, nachgeahmt.

Eine den Amöben nahestehende Gruppe von Urtierchen, die Testazeen, nehmen auch ungenießbare Fremdkörper auf und behalten sie bei sich, um ein schützendes **Gehäuse** daraus zu formen: spritzt man Chloroformtröpfchen, die mit Splittern dünnen Glases verrieben wurden, ins Wasser, so findet man etwas später ihre Oberfläche dicht überzogen von einer regelmäßig angeordneten Splitterdecke, die der Testazeenschale täuschend ähnlich sieht (Abb. 6, Detail 2—4). Handelt es sich hier — beim lebenden wie beim toten Modelltropfen — nur um ein ihm aufliegendes lockeres Mosaik von Fremdkörpern, so lassen sich weiterhin auch festgefügte kugelige, flaschenförmige und spiralige Gehäuse, wie sie

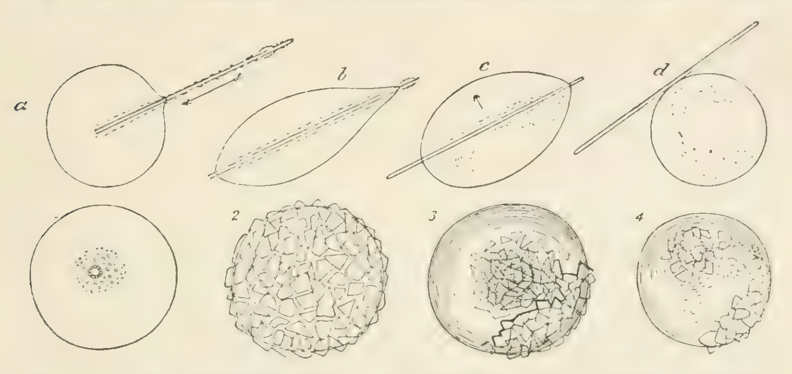


Abb. 6. „Nahrungsaufnahme" und „Gehäusebau" des Chloroformtropfens. Obere Reihe: ein mit Schellack überzogener Glasfaden wird vom Tropfen aufgenommen (a, b), seines Schellackmantels beraubt (c) und nachher wieder ausgestoßen (d). Untere Reihe: 1 „Pulsierende Vakuole" im Chloroformtropfen, 2 Chloroformtropfen im Wasser mit „selbstgebautem" Gehäuse aus Glassplittern, 3 Wassertropfen in Chloroform nach Berührung mit einer Nadel aus verriebenen Glassplittern ein Gehäuse bildend, 4 Chloroformtropfen in Wasser baut ohne jede Berührung aus schellacküberzogenen Splittern ein künstliches Gehäuse auf.

(Nach Rhumbler aus Przibram, Experimentalzoologie IV.)

einkammerige Kreidetierchen (monothalame Foraminiferen) haben, nach folgendem Rezept Rhumblers nachahmen: Übergießt man Quecksilbertröpfchen in flacher Schale mit Wasser und fügt dann so viel kristallisierte Chromsäure zu, als nötig ist, um eine fünfprozentige Lösung zu erhalten, so bedecken sich die Tröpfchen mit einer festen kristallinischen Hülldecke (der Hauptsache nach von Quecksilberoxydulchromat), unter deren Druck die Tropfen ihre ursprüngliche Gestalt aufgeben und alle wesentlichen Formen der Kreidetierarten annehmen, deren Schalen von der festwerdenden Hülldecke oft mit größter Treue kopiert werden.

Wir sprachen vorhin von anorganischen Modellen, die den von Amöben befolgten Vorgang der Nahrungsaufnahme nachahmen, zuvörderst nur den damit verbundenen Bewegungserscheinungen zuliebe. Wirklicher Nahrungsaufnahme gegenüber bestand da noch der Unterschied, daß Fremdkörper, wenn organischer Natur, von der Amöbe **verdaut** werden, von unseren anorganischen Tropfen nicht. Selbst

wenn ich einen Gummitropfen wähle und ihm ein Korn festen Gummi zu „*fressen*" gebe, worauf sich das Körnchen im flüssigen Gummi *löst*, ergibt es noch keine vollkommene Analogie, weil die Amöbe sich einen fremden Stoff einverleibt, der Gummi aber nur eigenen Stoff aufgelöst hätte. In folgender Art jedoch kann man, wieder nach Rhumbler, sich ganz das Bild verschaffen, als ob die Amöbe eine schlanke Kieselalgenzelle verspeisen würde: wird ein Glasfaden mit einem Schellackmantel überzogen und in die Nähe eines im Wasser suspendierten Chloroformtropfens gebracht, so ergreift der Tropfen den Glasfaden, beraubt ihn seines Überzugs und wirft den nackten Faden wieder nach außen ab (Abb. 6 a—d). Wie bei der Amöbe erscheint die *Einfuhr an die Anwesenheit*, die *Ausfuhr an die Abwesenheit einer löslichen Substanz* geknüpft. „Da zwischen der löslichen und der zu lösenden Substanz große Adhäsion bestehen muß, erleichtert diese den Import von Fremdkörpern, welche lösliche Teile enthalten; sobald aber letztere entfernt sind, wird die Adhäsion zwischen dem Rest des importierten Körpers und dem aufnehmenden Körper geringer als zwischen dessen Teilen untereinander, und der Fremdkörper muß hinausbefördert werden. So erklärt es sich, daß Amöben an Kieselpanzern, die keine lebende Alge mehr enthalten, achtlos vorüberkriechen, während sie lebende Kieselalgen sofort aufsuchen und aufnehmen." — Bei Amöben und anderen Urtieren versieht die „pulsierende Vakuole" den Dienst eines Ausscheidungs- und Atmungswerkzeuges, indem sie flüssige und gasförmige Abgänge aus allen Regionen des Zelleibes sammelt und schließlich nach außen entleert; im gefüllten Zustand ist sie groß, im frisch entleerten klein, — aus diesem rhythmischen Volumwechsel erklärt sich der Name „pulsierende Vakuole". Rhumbler vermochte solche ebenfalls an Chloroformtropfen in Wasser zu beobachten (Abb. 6, Detail 1): „Offenbar besitzt das in den Tropfen ein- und austretende Wasser verschiedene Stoffe gelöst, die seine Adhäsion verändern; nimmt es im Tropfen Alkohol und saure, durch Licht entstandene Zersetzungsprodukte auf, so wird es wieder hinausbefördert, — und dies muß sich in regelmäßigem Rhythmus wiederholen."

Wir hatten schon bei Besprechung des „Gedächtnisses" anorganischer Materie Gelegenheit, die Eignung der Gallerten für Demonstration lebensähnlicher Vorgänge zu erwähnen. Wir kommen jetzt bei Kopierung von Vorgängen der *Nahrungswahl*, *Nahrungsaufnahme* und *Nahrungsverwertung* neuerlich auf sie zurück. Unter Gallerte versteht man ein Kolloid (vgl. S. 31), dessen feinste Teilchen untereinander und mit ihrem flüssigen Medium aufs engste zusammenhängen. „Gallerten können die verschiedensten Formen annehmen, wie feste Körper, unterscheiden sich aber von solchen, indem sie, wie die Zellen, chemische Reaktionen nicht nur an der Oberfläche, sondern im ganzen Inneren und mit großer Geschwindigkeit zulassen. Man kann an ihnen das der lebenden Substanz eigene Vermögen einer spezifischen Auswahl unter dargebotenen Stoffen demonstrieren, indem sie manche Körper leicht,

andere gar nicht eintreten lassen" (Pauli). Auch ein Kristall, der sich in einer Lösung befindet, die noch andere Substanzen als seine enthält, zieht nur letztere, für sein Wachstum allein brauchbare an sich. Sind von dieser selben Substanz in der Lösung noch andere feste, aber nicht kristallisierte Abscheidungen vorhanden, so werden sie in dem Maße, als der Kristall wächst und dadurch den Sättigungsgrad der Lösung herabsetzt, aufgezehrt, d. h. dazu verwendet, die Lösung immer wieder zu übersättigen. Auch kleine Kristalle verfallen diesem Schicksal, wenn sich mit ihnen zugleich ein großer Kristall in der Lösung befindet: er frißt auf diese Weise, die der Verflüssigung (Verdauung) fester Nahrungsstoffe seitens der Lebewesen ähnlich ist, seine kleineren Genossen auf. Wem die Analogie durch die räumliche Entfernung zwischen Fressenden und Gefressenen gestört erscheint, sei daran erinnert, daß es auch unter den Tieren solche „Fernfresser" gibt: die Seesterne, die eine fürs Verschlingen zu große Beute außerhalb ihres Magens mit Magensaft überspülen, der den Bissen auflöst, worauf er sich im flüssigen Zustande mühelos einschlürfen läßt. — Von seinen flüssigen Kristallen schreibt Lehmann: „Die Kristalle scheinen in einem lebhaften Kampfe begriffen zu sein, wobei die kleineren, schwächeren Individuen von den größeren, stärkeren ohne weiteres verschlungen werden. Das Einfließen eines kleinen Kristalles in die Mitte eines großen erzeugt eine um die Achse symmetrische Anschwellung; und wenn sich der Vorgang an verschiedenen Stellen wiederholt, entstehen puppenartige Gebilde, deren possierliche Bewegungen einen sehr belustigenden Anblick gewähren."

Schon die Definition des Wachstums als allgemeine Eigenschaft der Lebewesen wurde uns zum Anlaß, zwei Arten der Größenzunahme scharf zu scheiden: die rein mechanische Anlagerung („Apposition"), worauf sich das „Wachsen" der meisten festen Mineralien beschränkt, und die Zwischenlagerung („Intussuszeption"), in der man noch vor kurzem eine ausschließliche Eigentümlichkeit der Organismen zu sehen wähnte. Indessen läßt jeder Tropfen, den wir mit irgendeiner leichten, pulverisierten Substanz vermengen, unter dem Mikroskop beobachten, daß sein Wachstum bei weiterem Flüssigkeitszusatz nicht durch äußere Anlagerung, sondern dadurch erfolgt, daß die neuen Teilchen (die wir durch darin schwebende Partikel sichtbar gemacht haben) ins Innere gerissen und dann erst überallhin zwischen die anderen eingelagert werden. Am vollkommensten zeigt ein derartiges, mit dem des Lebewesens übereinstimmendes Wachstum der Kristalltropfen, wie abermals Worte Lehmanns bezeugen mögen: „Das Wachstum vollzieht sich also derart, daß die neu hinzukommenden Moleküle infolge der Adsorptionskraft sich zwischen die vorhandenen hineinschieben und dieselben auseinanderdrängen." Aber sogar der feste, geformte und nur noch dabei quellbare Kristall wächst, sehr zum Unterschied von den festen amorphen Körpern und sehr im Gegensatz zu dem, was man bisher von Kristallen glaubte, durch Innenaufnahme. Man verstümmle einen Kristall, breche ihm die Spitze ab, so daß an ihrer Stelle eine neue Fläche mit neuen Kanten

zurückbleibt; wüchse der Kristall nur dadurch, daß sich Substanz aus der Lösung außen auf die Kristallfläche niederschlägt, so müßte die Bruchfläche ihrer Form nach erhalten bleiben, dürfte durch Aufschichtung von außen nur selbst immer größer werden; das aber geschieht nicht, sondern es bildet sich eine neue Spitze. Schützen wir die Lösung, in der ein verletzter Kristall ruht, durch eine darübergegossene Ölschicht vor dem Verdunsten, so kann überhaupt kein Substanzniederschlag stattfinden, der Kristall kann nicht größer werden. Trotzdem wird die verlorene Spitze ergänzt; nur konnte das Ersatzwachstum (die Regeneration) diesmal nicht durch Entnahme neuer Substanz aus der Lösung, sondern nur durch Umordnung der dem Kristall bereits früher einverleibten Stoffteilchen geschehen. Wägungen nach Abschluß dieses von Przibram ausgeführten Versuches beweisen, daß der Kristall ohne Spitze geradeso schwer ist wie nachher mit wiederhergestellter Spitze: an Masse hat er also nichts gewonnen, nur die Gestalt reguliert; brachen von einem großen Kristall viele Ecken ab, so wird nach ihrer Herstellung sein Rumpf im ganzen merklich kleiner geworden sein. Dadurch wird ein auch von niederen Lebewesen bekannter, dort „Morphallaxis" genannter Vorgang nachgeahmt, wobei kleine Bruchstücke wieder zu einem ganzen, aber proportional verkleinerten Organismus umgeschmolzen werden. — Starre, nicht quellbare Kristalle wachsen zwar durch Apposition, aber die Form kann trotzdem nach Verletzung und selbst bei Verdunstungsunmöglichkeit wiederhergestellt werden, indem Auflösung an nicht verletzten Stellen die für das Nachwachsen einer gebrochenen Spitze notwendige Substanz aufbringt.

Wie früher die Bewegungs-, so zeigen wir jetzt auch Wachstumserscheinungen als Folge von „Reizempfänglichkeit" anorganischer Substanzen. Vortrefflich eignen sich dazu die „osmotischen Vegetationen", die wir im Kapitel über Urzeugung aus Versuchen von Leduc, Quincke, Stadelmann und Benedikt kennen gelernt haben. Ihre Zuwendung zum Licht, also ein der wirklichen, organischen Vegetation analoges Verhalten, zeigte Quincke an blaugrünen Ästen von Kaliumferrozyanid, die sich in einem Glastrog mit Ferrozyankaliumlösung aus Eisenvitriolkristallen entwickelt hatten. Bei Sonnen- und starkem Auerlicht neigt sich die ganze Masse nach der belichteten Trogwand und klebt endlich dort fest; ähnliches zeigen Kalksalzvegetationen. Quincke erklärt diesen anorganischen „Heliotropismus" (vgl. S. 67) durch abnehmende Dickflüssigkeit (Viskosität) der Gebilde bei steigender Erwärmung durch die Lichtstrahlen, wodurch ein Vorfließen zu den erwärmten (belichteten) Stellen stattfindet. Die osmotischen Gebilde sind zugleich ausgezeichnete Objekte, um zu beweisen, daß anorganisches Wachstum nicht in bloßer Größenzunahme, sondern nebenher, wie das der Lebewesen, auch in Differenzierung, „Entwicklung" bestehen kann. Erste Entwicklungsstadien, wie sie die Eier in Gestalt der sogenannten „Furchung" (vgl. S. 144) durchlaufen, sind überdies mit Seifenblasen und anderen Schäumen sowie mit Öltropfen demonstriert worden; bei ihrer Verteilung ordnen

sich die Blasen oder Tropfen in einer Weise an, welche an die Gruppierung der „Furchungskugeln" bei der Eientwicklung erinnert: beide Prozesse gehorchen nämlich dem Plateauschen Gesetze, wonach Flüssigkeitstropfen sich so aneinander legen, daß sie ein Minimum von Oberfläche darbieten.

Zuletzt noch darin gleicht das Wachstum der Kristalle und anderer durch Zwischenlagerung wachsender Anorganismen dem der Organismen, daß sie über eine gewisse Grenze nicht hinauswachsen; ist diese erreicht, so muß sich wie beim Organismus ein neues Individuum bilden. Damit wären wir also bei den fortpflanzungsähnlichen und -gleichen Erscheinungen der Anorganismen angelangt. Wenn übermäßig herangewachsene Tropfen zerfallen und sich gleich nach ihrer Trennung wieder abrunden, so gibt uns das ein Bild der Fortpflanzung einfacher Lebewesen durch Teilung. Besonders gilt dies wieder von flüssigen und fließenden Kristallen, die ja nämlich nicht nur die äußere Tropfenform, sondern auch im Inneren die einheitliche Struktur ihrer feinsten Teilchen wiederherstellen müssen, wenn ein Kristallindividuum sich in zwei oder mehrere geteilt hat. Noch zwingender erscheint die Ähnlichkeit mit der Teilung organischer Zellen bei den künstlichen Zellen, die, wie Kuckucks Baryumindividuen, Leducs durch Diffusion einer Ferrozyankaliumlösung entstandene Gelatinezellen, auch Burkes Radioben, in ihrer flüssigen Sphäre einen festeren Kern tragen. Ja selbst die komplizierten Kernteilungsfiguren in jenen, die Mehrzahl bildenden Fällen, wo der Kern nicht einfach durchtrennt, sondern in seine Einzelbestandteile aufgelöst wird, die nun einen förmlichen Reigen tanzen, ehe sie zu den zwei Tochterkernen wieder zusammentreten (Teilungsfiguren, die wir im Kapitel „Fortpflanzung" erst noch näher kennen lernen müssen), selbst sie sind durch anorganische oder zwar organische, aber nicht mehr lebenstätige Modelle veranschaulicht worden: am besten durch Leduc, der hierzu zwei Tropfen Tusche oder Blut verwendet, die in Kochsalzlösung schwimmen; die Tusche bzw. das Blut diffundiert in die Kochsalzlösung und bildet dabei zweipolige Strahlungsfiguren, wie sie bei der „indirekten Kernteilung" (S. 175) in Erscheinung treten.

Wie wir gleichfalls im Kapitel „Fortpflanzung" des Näheren erfahren werden, ist es zur Erhaltung der Teilungsfähigkeit zuweilen nötig, daß manche Zellindividuen das Gegenteil einer Teilung vornehmen: statt daß aus einem zwei werden, verschmelzen zwei zu einem (Kopulation); auch diese Vereinigung ist ein bei Tropfen geläufiger Vorgang, und indem er bei Kristall- gleichwie bei Zellindividuen damit endigt, daß die feinste Anordnung der Teilchen im Inneren des verschmolzenen Gebildes nichts Doppeltes, sondern nur ein zweimal so voluminöses Einfaches erkennen läßt, unterscheidet sich die Kristallkopulation nicht von der Zellkopulation. Wenn zwei Kristalltropfen zusammenfließen, die verschiedenen Substanzen angehören, so entstehen Mischkristalle, an denen sich die Eigenschaften der Stammkristalle

vereinigen; je nachdem, ob die daran beteiligten Substanzen nah verwandt sind oder nicht, ist die Struktur des Mischkristalles ebenmäßig oder erleidet Störungen. Die Bastardierung zweier verschiedener Arten von Tieren oder Pflanzen, die einen mehr oder minder vollkommenen und gesunden Mischling liefern, je nachdem die Stammarten sich innerhalb gewisser Grenzen näher oder ferner stehen, ist jener Kristallmischung strenge vergleichbar. —

Wir sind am Ende unserer Übersicht anorganischer Nachahmungen des Lebens angelangt, die, wenn sie vollständig besprochen werden sollten, das vorliegende Buch allein ausfüllen müßten. Wir dürfen aber schon auf Grund der engen Auswahl sagen: sämtliche elementaren Fähigkeiten, die wir den Lebewesen gewohntermaßen als exklusives Eigentum zuschreiben, sind schon an nicht lebenden Naturkörpern vorbereitet; nur eben in einfachster, anfänglichster Gestalt, die erst in der wirklichen organischen Substanz höchste Ausbildung erlangt. Die vollkommenste Annäherung daran vollbringen die fließenden Kristalle; und man könnte die Frage aufwerfen, worin denn nun solch Kristallindividuum sich von einem einfachsten Lebewesen noch unterscheidet. Lehmann sieht die Unterschiede beim Kristall in dessen unbegrenzter Lebensdauer, unbeschränkter Regenerationsfähigkeit selbst aus kleinsten, kernlosen Bruchstücken, in der Entstehungsmöglichkeit frei aus der Lösung ohne geformten Keim sowie in der Umkehrbarkeit des Wachstums, das nach teilweiser oder gänzlicher Auflösung jederzeit wieder beginnen kann. Hinsichtlich letzteren Punktes ist aber fraglich, ob ein Kristall, der zum zweiten Male in der Lösung auftritt, noch als dasselbe Individuum bezeichnet werden darf, welches inzwischen gelöst gewesen war. Tiefgreifendere Unterschiede liegen in der auch von uns schon hervorgehobenen chemischen Gleichartigkeit des Kristalles in all seinen Regionen, während selbst das einfachste Plasma ungleichartige Schichtungen aufweist. An erster Stelle diesbezüglich befindet sich der Kern, auch wenn er bei den Moneren noch nicht als geformter Bestandteil, sondern nur substantiell in der Zelle vertreten ist; in kernhaltigen, anorganischen „Zellen" besteht der „Kern" nur aus einer weniger flüssigen Phase des „Zelleibes", ist aber von ihm nicht nachweislich chemisch verschieden. Nach wie vor bleibt erklärungsbedürftig, wie verschiedene Stoffe von einer Beschaffenheit, die am eindringlichsten als Kern- und Zelleibsubstanzen zum Ausdruck gelangen, zum einheitlichen, so präzise arbeitenden System zusammentreten können; mit dieser Erkenntnis halten wir eben wiederum da, wo wir das Problem der Urzeugung als vorläufig ungelöst verlassen mußten. Insbesondere ist es charakteristisch für die Beobachtung lebensähnlicher Erscheinungen bei anorganischen Stoffen und für ihre experimentelle Nachahmung durch künstliche Modelle, daß immer nur eine einzelne oder wenige Seiten des Lebensgeschehens damit getroffen werden können, während für andere wiederum neue Modelle ersonnen werden müssen. Erst die Verknüpfung aller würde uns aber ein vollkommenes Bild des Lebens bzw. dann

schon das Leben selber geben, und das eben ist wieder jenes alte Problem, um das sich die Forscher bisher vergeblich bemüht haben, obschon die gewonnenen Anläufe für die Zukunft zu besseren Hoffnungen berechtigen als jemals zuvor.

Ungeduldige Geister haben die Aussicht auf Erfolg für den Erfolg selbst genommen und sind der Problemlösung vorausgestürmt: nicht im Bestreben, die undurchsichtige Verwicklung der Lebensprozesse durch allmähliche Einsetzung bekannter anorganischer Vorgänge aufzuhellen, sei das Heil zu suchen, sondern umgekehrt darin, die Elemente und Tätigkeiten des Lebens in die scheinbar unbelebte Welt hineinzutragen. Die phantastische Voraussetzung Preyers, „die Erde sei von vornherein in all ihrer Glut ein organisches Wesen mit Leben und Stoffwechsel gewesen und die anorganische Substanz sei als Ausscheidung der organischen entstanden," hat in neuester Zeit ihre Auferstehung gefeiert in den Lehren von Walter Hirt und Max Münden, die alle unorganischen Körper als lebendig oder als aus Lebewesen (Mündens „Chthonoblasten") zusammengesetzt behaupten. Das Körnchen Wahrheit, welches gewiß all diesen, zurzeit nicht hinlänglich begründeten Ausdeutungen zugrunde liegt, ist das theoretisch-logische Postulat der Allbeseelung oder Panpsychie; die einfachsten Empfindungselemente, als allgemeine Eigenschaft der lebenden Substanz, müssen in den einfachsten Lebensträgern noch zugegen sein; in der Zelle, wo wir sie direkt beobachten, nicht minder als in den sie zusammensetzenden Biomolekülen; daher weiter auch in deren Atomen, die aber nichts Organisches mehr darstellen. Die „Atomseele" wäre dann als allgemeine Eigenschaft der Elemente, die Empfindung (in fast unendlich niedriger Vorstufe) als allgemeine Eigenschaft der Materie anzuerkennen.

Literatur über „Leben und Tod":

Bechhold, H., „Die Kolloide in der Biologie und Medizin". Dresden-Leipzig 1912.

Benedikt, Moriz, „Biomechanik und Biogenesis". Jena, G. Fischer, 1912.

Bütschli, O., „Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma". Leipzig, W. Engelmann, 1892.

Grafe, V., „Einführung in die Biochemie". Leipzig und Wien, F. Deuticke, 1913.

Krompecher, E., „Kristallisation, Fermentation, Zelle und Leben". Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1907.

Leduc, St., „La biologie synthétique". Paris, A. Poinat, 1912.

Lehmann, O., „Die neue Welt der flüssigen Kristalle". Leipzig 1911.

Neumeister, R., „Betrachtungen über das Wesen der Lebenserscheinungen. Ein Beitrag zum Begriff des Protoplasmas". Jena, G. Fischer, 1903.

Ostwald, Wilhelm, „Vorlesungen über Naturphilosophie". Leipzig, Veit & Co., 1902.

Pauli, Wolfg., „Kolloidchemie der Muskelkontraktion". Dresden und Leipzig, Th. Steinkopff, 1912.

Polimanti, O., „Il Letargo". Rom, Tipografia del Senato, 1912.

Schoenichen, W., „Biologie und Physik". Leipzig, R. Voigtländer, 1909.

(Vgl. auch die Literatur zum vorhergehenden Kapitel über „Urzeugung" sowie die Schrift von Della Valle im Literaturverzeichnis des VIII. Kap. über „Zeugung und Vermehrung".)

III. Reizbarkeit (Irritabilität)

1. Reize und Erregungen

Als Reiz pflegt man jede Einwirkung auf die lebende Substanz zu betrachten, die darin eine Erregung hervorbringt. Diese alltägliche Definition bedarf einiger wissenschaftlicher Analyse, die wir ihr im Anschlusse an Semon geben. Hiernach müssen vor allem die als Reize auftretenden Einwirkungen einer näheren Gruppierung unterzogen werden: man ist geneigt, darunter nur jene energetischen Einwirkungen zu verstehen, die sich außerhalb des Lebewesens, in seiner „Umwelt", abspielen und die insgesamt seine „äußeren Lebensbedingungen" ausmachen; und gewiß nehmen sie starken erregenden Einfluß auf die reizbare Substanz. Allein solche Erregungswirkungen gehen auch innerhalb des Lebewesens vor sich: man denke an den Druck, den die Körperteile aufeinander ausüben; an die Wärme, die sie bei ihrer Tätigkeit erzeugen; an die chemischen Wirkungen der im Körper erzeugten inneren Sekrete, Fermente und Säuren. Endlich muß man noch solche Erregungswirkungen einbeziehen, die bereits selbst wieder von anderen Erregungen ausgelöst werden.

Die Gesamtheit der äußeren und einen Teil der inneren Reizwirkungen bilden also physikalisch-chemische Energien; Davenport hat ihnen mit Rücksicht auf ihre Beziehungen zur lebenden Substanz (nur in anderer Reihenfolge) folgende Einteilung gegeben, die ja im großen und ganzen mit der in der Physik üblichen Einteilung übereinstimmt:

1. Licht, wirkt quantitativ als hell und dunkel in den verschiedenen Intensitätsgraden, qualitativ in den verschiedenen Farben auf die Lebewesen ein; und zwar entweder als auffallendes oder durchfallendes Licht.

2. Temperatur, als kalt und warm,

3. Feuchtigkeit, als naß und trocken auf den Organismus wirksam.

4. Chemische Agentien, mit denen das Lebewesen am meisten in Gestalt seiner Nahrung (qualitativ der Nahrungsstoffe, quantitativ als Hunger und Mast), aber auch seines Wohnmediums in Berührung tritt: Zusammensetzung des Bodens, worauf es lebt, des Wassers, worin es sich aufhält.

5. Mechanische Agentien: Zug, Druck, Stoß, Schnitt, wellenförmig schwingende Erschütterung (Schall u. a.).

6. *Dichte* des Mediums, ob Luft, Wasser oder Erde, ob Süß- oder Salzwasser (jetzt nicht mit Rücksicht auf chemische, sondern auf Dichteverhältnisse).

7. *Schwerkraft* und

8. *Elektrizität und Magnetismus*.

Diese achterlei elementaren Energien machen insgesamt die energetische, und zwar die elementar-energetische Situation des Lebewesens aus. Gemäß dem Vorhergesagten hätten wir darin seine äußere und innere, elementar-energetische Situation zu unterscheiden.

Eine analoge Einteilung läßt sich mit denjenigen Reizen, die selbst schon Erregungen, also nicht mehr offenkundig chemisch-physikalisch, sondern physiologisch sind, viel schwerer vornehmen; die Energiearten der reizbaren Substanz sind uns unbekannt. Zwar wissen wir heute einiges Negative darüber, so z. B., daß es sich nicht um elektrische Ströme handelt, die sich ungleich schneller fortpflanzen müßten, als die Reizleitung es tut. Manche Forscher glauben, daß wesentlich chemische Vorgänge, andere, daß jedenfalls Kombinationen der bekannten elementaren Energien maßgebend sind, noch andere, daß besondere Lebens- oder physiologische oder (entschieden zu eng gefaßt) Nervenenergien existieren. Semon nennt sie zusammen „Erregungsenergie" und gelangt zu folgender Übersicht der reizwirksamen Gesamtlage (Situation), in der sich der Organismus befindet, solange er lebt:

1. *Die elementar-energetische Situation* (Licht, Wärme, Feuchtigkeit, Nahrung usw.).
   a) Die *äußere*,
   b) die *innere* elementar-energetische Situation.

2. *Die erregungs-energetische Situation* (Einteilung höchstens nach Körperteilen, welche Erregungsbezirke abgeben, eventuell also nach Sinnesgebieten).

Man wird gut tun, außerdem von zwei Ausdrücken Kenntnis zu nehmen, womit wichtige Reizgattungen bezeichnet werden, die vorstehender Übersicht nicht eingegliedert sind, weil sie sich im allgemeinen über mehr als eine der dort aufgestellten Kategorien erstrecken: die *formativen Reize*, nach Herbst und Jaques Loeb jene, die Zellteilungen, im vielzelligen Organismus also Wachstum hervorrufen; sie können natürlich außen und innen, elementar- oder erregungs-energetisch wirken. Ferner die *Positions-* oder *morphogenen Reize*, nach Semon solche, die durch das Vorhandensein der Körperteile selbst bedingt sind: sie gehören zwar insgesamt der inner-energetischen Situation an, mögen aber hier elementar- oder erregungs-energetischer Natur sein.

Noch ist mit Roux und Semon zu bedenken, daß stets allgemeine Bedingungen in der energetischen Lage erfüllt sein müssen, damit ein Reizfaktor seine besonderen Wirkungen zu entfalten vermag: es will z. B. ein Tourist den Großglockner ersteigen und erwarb hierzu jedes erforderliche Training; da fällt Neuschnee, und er muß sein Vorhaben aufgeben. Oder Wasser befindet sich bei einer Temperatur von mehr

als 100 Graden und sollte schon sieden; allein der Druck im Gefäß ist zu groß. Im Falle des Bergsteigers war die spezielle Körperübung der bestimmende (determinierende) Faktor fürs Gelingen des Unternehmens, günstige Witterungsverhältnisse, Ausrüstung, Verproviantierung usw. aber wären voraussetzende (realisierende) Faktoren; die Siedetemperatur ist für das Aufkochen des Wassers der spezifische Determinationsfaktor, das Verharren unter einem gewissen Druckmaximum der allgemeine Realisationsfaktor, der in unserem Beispiel nicht erfüllt war.

Da nun das Lebewesen, solange es überhaupt lebt, aus einem als Reizsumme wirksamen Milieu, wozu sogar sein eigener Körper gehört, nicht herauskann, so ist selbstverständlich, daß ein Zustand von Erregungslosigkeit, ein absoluter Ruhezustand, nie vorkommt. Abgesehen von logischer Erschließung kann man dafür auch direkten Nachweis führen. So hören im Dunkeln oder bei geschlossenen Augen nicht etwa die Gesichtsempfindungen auf, vielmehr sehen wir mindestens ein mittleres Grau. Wir sind uns ferner stets der Stellung unserer Glieder im Raum bewußt, was unmöglich wäre, wenn von ihnen keine Erregungswirkungen ausgingen. Zu solchen uns zu Bewußtsein kommenden (oberbewußten) Erregungen kommt noch die unkontrollierbare Menge unterbewußter Erregungen. Endlich wurde auf kolloid-chemischem Wege (Pauli) erwiesen, daß auch im erschlafften „rastenden" Muskel Arbeit geleistet wird, also Erregungsenergien am Werke sind.

Daraus folgt zunächst methodisch, daß wir bei unseren Forschungen aus jenem allgemeinen und ununterbrochenen Erregungszustand immer erst willkürlich die eine oder andere Komponente herausschälen müssen. Das bleibt unter allen Umständen ein Gewaltakt und in seinem Gelingen Stückwerk, ist aber dennoch das einzige Mittel zu fruchtbarer Erkenntnis. Vergegenwärtigen wir uns die Schwierigkeit solcher Isolierung zuerst auf elementar-energetischem Gebiete: bricht ein Sonnenstrahl durch die Wolken, so ist damit allein schon ein Komplex von mindestens drei Energiesorten reizwirksam, Licht-, chemische und Wärmeenergie. Hier kann es noch annähernd gelingen, die thermische Wirkung durch zwischengeschaltete Eisschichten, die chemische durch Vorschaltung roter Gläser auszuschließen. Noch schwieriger jedoch ist die Isolierung der dazugehörigen Erregung: wir empfangen zwar oft den Eindruck, als ob sie über ihren zuständigen Bezirk nicht hinausginge, z. B. eine Berührung nicht über die berührte und eng angrenzende Hautstelle, eine Schallempfindung nicht über die Hörsphäre usw., — und auch der anatomische Befund unterstützt zunächst, wie wir bald hören werden, eine solche Annahme. Aber bei gesteigerter Reizbarkeit, wie sie als Begleiterscheinung krankhafter Prozesse (z. B. Strychninvergiftung, Tetanus, Wasserscheu, Nervenleiden) auftritt, oder zwar bei normaler Irritabilität, aber gesteigerter Reizintensität sieht man sofort, daß die Abschließung der Reizgebiete eine unvollkommene ist; daß die Erregungen über ihren engeren Bezirk hinaus bewußt werden, wohin sie jedenfalls schon unter

normalen Verhältnissen, nur unterbewußt und in zunehmender Abschwächung, vordrangen. Beispiele dafür sind die „Mitbewegungen", ferner die „Irradiationen", Ausstrahlungen von Empfindungen, besonders Schmerz- und Kitzelgefühlen; ein bekannter Reflex dieser Art ist der Kitzel im Kehlkopf bei Berührung des Trommelfelles. Unter Zugrundelegung einer außerordentlichen Abminderung der Erregungsstärke gelangen wir zur Folgerung, daß jeder Reiz die gesamte reizbare Substanz eines Organismus, also seine gesamte lebende Substanz, in Erregung versetzen kann.

Daraus, daß der Organismus beständig in einer reizwirksamen Lebenslage und folglich auch lebenslänglich in einer Erregungssituation sich befindet, folgt weiter biologisch, daß nicht bloß die Anwesenheit, sondern unter Umständen auch die Abwesenheit einer energetischen Einwirkung (letztere auf mehr indirektem Wege) als Reiz auftreten kann. In unserer Übersicht der elementaren Reizenergien (S. 55) sollte dies bereits dadurch ausgedrückt sein, daß möglichst stets Gegensätze aufgezählt sind: nicht nur Licht, sondern auch Finsternis; nicht nur Hitze, sondern auch Frost usw. Die vorhin erwähnte Grauempfindung in dem vor Lichteinfall geschützten Auge ist ein Beweis dafür, ferner die gewaltige Menge der Hemmungen, bei deren Fortfall ein bestimmter Erregungs- oder Empfindungsvorgang erst einsetzen kann.

Der Sprachgebrauch bezeichnet den Reiz als Ursache, die ihm folgende Erregung als Wirkung. Man darf sich das aber nicht so vorstellen, als ob sich die Reizenergie direkt und äquivalent in Erregungsenergie umwandelte, also etwa im Falle eines äußeren Reizes physikalische in physiologische Energie. Schon unsere Feststellung, daß auch Abwesenheit einer Energie als Reiz wirken kann, schließt die gegenwärtige Konsequenz in sich ein. Es ist also strenge genommen unrichtig, wenn man sagt, „der Reiz setzt sich in die Erregung um", richtig dagegen: „der Reiz löst die Erregung aus". Man darf, um sich dies anschaulich zu machen, an eine Spieluhr denken, die ein Musikwerk abschnurren läßt, wenn sich ein Sperrhaken öffnet; die geringe Kraft, die zur Öffnung des Hakens erforderlich war, ist gewiß nicht das energetische Äquivalent der Energie, die zur Hervorrufung der Tonfolgen und Akkorde dient; diese ist vielmehr in dem Uhrwerk selber enthalten und wurde durch Entfernung des Hakens nur freigemacht. In einem Punkte hinkt dieser Vergleich: wie wir sofort noch vernehmen werden, dauert nämlich die deutlich oberbewußte Erregung ungefähr ebenso lange, wie der Reiz einwirkt; das Musikstück dauert aber mehrere Minuten, die Öffnung des Hakens kaum eine Sekunde. Darum gibt (laut Semon) ein Brett, schräg an die Wand gelehnt und dabei auf den Knopf einer elektrischen Klingel drückend, ein besseres Modell: es kann keine Rede davon sein, daß die Lageenergie des Brettes sich in die elektrische Energie der Stromleitung und weiter in die Bewegungsenergie des Glockenhammers umwandelt; sondern der Druck wirkt nur als Auslösungsfaktor, der die

im Läuteapparat selbst vorhandene chemische Energie in den Stand setzt, elektrische und als Endglied der Kette Schwingungsenergie zu erzeugen. Obwohl hier das Klingeln so lange dauert, als der Druck auf den Knopf andauert, ist auch dies Gleichnis noch unvollkommen, weil es gleichgültig ist, ob das Brett schwerer oder leichter ist, wenn es nur imstande ist, den Klingelknopf genügend weit nach innen zu drücken, um den Strom zu schließen. Beim lebenden Objekt dagegen stehen Reizgröße und Erregungsgröße zweifellos in einer festen, gleichgerichteten Beziehung: je stärker der Reiz, desto stärker auch die Erregung. Das Weber-Fechnersche Gesetz der Psychologen versucht dies Verhältnis zahlenmäßig auszudrücken, was daran scheitert, daß wir die Erregungs- und Empfindungsenergie nicht genau berechnen können, denn ihrem eigentlichen Wesen nach ist sie uns unbekannt, folglich auch unmeßbar: wir wissen im groben, diese Empfindung ist schwächer als jene, aber zu exakten Ziffern gelangen wir nicht. Doch das nebenbei: am Beispiel der Klingel haben wir trotz seiner unvollkommenen Vergleichbarkeit mit dem lebenden Objekt doch gelernt, jetzt dieses selbst besser zu verstehen; ein Gewicht auf unserer Hand deformiert die im gedrückten Hautbezirk gelegenen Tastkölbchen, die eine Änderung ihres Stoffwechsels erfahren, und diese chemische Energie erst — ausgelöst, nicht umgewandelt aus der Druckenergie des Gewichtes — vermittelt die Erregung, die sich uns als Druckempfindung verrät. Durch diese grundlegende Erkenntnis fallen die Ansprüche der Vitalisten auf eine übermechanische Lebenskraft (S. 6) in sich zusammen, insoweit sie sie darauf basieren, daß die Reizerscheinungen oft so unverhältnismäßig größer sind als die sie bedingenden elementaren Außenwirkungen.

Wir müssen uns nun mit dem zeitlichen Verhältnis zwischen Reizursachen und Reizwirkung beschäftigen. Wir erwähnten schon, daß die Erregung ungefähr ebenso lange andauert, als der Reiz einwirkt. Die Einschränkung „ungefähr" versteht man durch folgende beiden Zusätze: erstens schwindet die Erregung, je länger sie von einem gleichbleibenden Reiz forterhalten wird, desto mehr aus dem Oberbewußtsein; daß sie mithin langsam aufhört, bewußte Empfindungen hervorzurufen, besagt aber keineswegs, daß die Erregung überhaupt aufgehört hat. Es ist vielmehr nur „Gewöhnung" eingetreten, aber unterbewußt dauert die Erregung ungeschwächt fort, solange sich der Reiz gleichbleibt. Durch reizphysiologische Versuche am Muskel und direkt an Nerven ist dies überzeugend bewiesen worden, aber auch Reizerfolge lassen es erkennen, z. B. wenn Akazienblättchen während der ganzen Dauer der Sonnenbeleuchtung ausgebreitet verharren, während der ganzen Nacht zusammengefaltet bleiben. Zweitens schwindet die Erregung, nachdem der Reiz aufgehört hat, nicht sofort, sondern erfährt in rapidem Abfall eine immerhin noch Sekunden oder Minuten dauernde „Nachwirkung". Bekannt sind die „Nachbilder" der Gesichtsempfindungen, das „Ausklingen" der Gehörs- oder Muskelempfindungen. Bemerkenswert ist, daß das Nachbild (wie besonders deutlich bei optischen Emp-

findungen zu vergegenwärtigen) zur Empfindung während der Reizdauer oft in einem gewissen Kontrast steht: haben wir Rot gesehen, so sehen wir im Nachbild Grün, also Komplementärfarben; ebenso nach Wahrnehmung von Blau Gelb u. dgl. mehr.

Es ist demnach irrig, wenn man, wie Verworn es tat, den Reiz als eine Veränderung der Lebensbedingungen definiert. Man wird leicht dazu verführt, weil sich die Erregung beim Umschlagen einer Situation in eine andere besonders scharf kundgibt; gewöhnlich ist ja auch dieser Moment von den auffälligsten Bewegungs- und Stoffwechseläußerungen begleitet. Noch dazu steht die Heftigkeit dieser deutlichsten Reizreaktionen zur Größe der Schwankung, die in den Lebensbedingungen eingetreten war, im geraden Verhältnis. Dadurch darf über die Permanenz der Erregung, sobald die eingetretene Veränderung eine gewisse Stabilität erreicht hat, keine Täuschung entstehen. Die wissenschaftliche Reizdefinition hat demnach, in Erweiterung und Vertiefung der zuerst gegebenen trivialen, (vereinfacht nach Semon) folgendermaßen zu lauten: als Reiz bezeichnen wir eine energetische Bedingung, deren Auftreten, Dauer und Verschwinden das Auftreten, die Dauer und das Verschwinden eines bestimmten Erregungszustandes auslöst.

2. Reizbare Substanz

Reizbarkeit ist, wie wir schon wissen, eine Eigenschaft jeder lebenden Materie. Daß die einzeln lebende Zelle der Aufgabe gerecht werden muß, Reize aufzunehmen und danach zu handeln, ist selbstverständlich, sonst wäre sie ja kein lebendes Wesen; aber auch zusammenlebende Zellen dürfen die Fähigkeit dazu nicht verlernen. Jedoch beruht die Entwicklung eines vielzelligen, zweckmäßig gebauten Organismus nicht nur auf massenhafter Anhäufung von Zellen, sondern auch auf sinnreicher Arbeitsteilung unter ihnen. Die Gesamtfunktionen der lebenden Substanz werden dann von jeder einzelnen Zelle nur mehr so weit ausgeübt, als zur Erhaltung ihres Lebens wie zum Wohle des ganzen Zellenstaates unbedingt notwendig ist; jede Zelle muß sich ernähren können, muß zur Teilungsgröße heranwachsen, welche die Vermehrung garantiert, muß in Erfüllung dieser Zwecke reizbar sein und bis zu einem gewissen Grade Eigenbewegung (Plasmaströmung) aufweisen. Aber jede Zelle, bzw. gewebe- und organbildende Zellengruppe bildet sich gleichzeitig in nur einer von all den Fähigkeiten zur Spezialistin aus. Das gilt denn auch für die Reizbarkeit. Schon bald nachdem im Tierreich das einsame Leben der Zelle aufgegeben, Zellaggregaten und damit dem Beginne der Arbeitsteilung Platz gemacht hat — nämlich bei den Hohltieren (Zölenteraten) — treten unter den Epithelzellen solche mit gesteigerter Reizbarkeit auf, die man als Nervenzellen („Neuronen") bezeichnen muß. Am ehesten macht sich diese Differenzierung naturgemäß dort bemerkbar, wo die Reize zuerst und am meisten auftreffen: ganz an der Oberfläche, in der Bedeckungs-

haut. Schon bei den nächsthöheren Gruppen ist das Bestreben solcher Zellen (wenn man so sagen darf) darauf gerichtet, mit tiefer gelegenen Regionen Fühlung zu gewinnen, denen die außen aufgenommenen Eindrücke mitgeteilt werden sollen.

Die veränderte, spezialisierte Tätigkeit der Nervenzelle kann ihr Aussehen nicht unbeeinflußt lassen: das Neuron (S. 37 Abb. 5, Detail 19—21) ist reich an Plasma, mit großem Kern, und gewinnt eine sternförmige, in viele Spitzen und Strahlen ausgezogene Gestalt, die ebensoviele faserige Fortsätze („Dendriten") darstellen. Auch seiner inneren Beschaffenheit nach ist dies Plasma anders geworden, wie man bei großer Anhäufung von Neuronen (in der Gehirnrinde und dem Inneren des Rückenmarkes) schon mit freiem Auge an ihrer grauen Farbe erkennt; hingegen erscheinen Anhäufungen von Fasern (wie im Gehirninneren, an der Oberfläche des Rückenmarkes) weiß. Mikroskopisch sieht man feinste Fasern (Nervenprimitivfibrillen) den Zelleib durchlaufen und sich in den Dendriten fortsetzen. Einer oder einige von letzteren werden stets besonders lang — die eigentlichen Nervenfasern („Neuriten") — und endigen mit dem verästelten „Endbäumchen". Bei höheren Tieren umhüllen sich die Nervenfasern mit einer einfachen oder doppelten Scheide; im letzteren Falle mit einer inneren, aus Myelin bestehenden Mark- und einer äußeren, der aus Bindegewebe bestehenden Schwannschen Scheide (S. 37, Abb. 5, Detail 22).

Hat die Nervenzelle diese feingegliederte Gestalt gewonnen, dann ist auch die Arbeitsteilung in ihr schon weiter fortgeschritten und nicht bei erhöhter Reizbarkeit im ganzen stehengeblieben, sondern der eigentliche Zellkörper (mit dem Kern) dient zur Reizaufnahme und -aufbewahrung, die Fasern dienen der Reizleitung. Das Endbäumchen, dessen Verästelungen andere Zellen umspinnen, dient der Übertragung des Reizes auf fremde Gewebe oder seiner Übernahme von Sinnesepithelien. Die Scheiden dienen zur Isolierung der Leitungsbahn, damit die in ihr zirkulierenden Depeschen möglichst nicht an unrichtigen Stellen abgegeben werden; wie wir erfuhren, ist diese Isolierung nur eine relative, bei der allgemeinen Irritabilität lebender Zellen nimmermehr eine absolute.

Anhäufungen von Nervenzellen bilden Nervenknoten (Ganglien); legen sich zahlreiche Nervenfasern in ihrer Längsrichtung aneinander, so wird das entstandene Bündel ein Nerv genannt. Je höher die Entwicklung der Tiere fortschreitet, desto gründlicher wird die geschilderte Zentralisierung: zuerst sind die Ganglien mit den sie verbindenden Fasern noch ziemlich gleichmäßig im Körper verbreitet, dann werden bestimmte Bahnen, die sich mit ihren geometrisch regelmäßigen Längs- und Querkommissuren wie weiße Schienenstränge ausnehmen, bevorzugt (Bauchmark der Gliedertiere); dann wachsen etliche der darin gelegenen Stationen zu besonderer Größe heran (Schlund-, Seiten-, Fuß- und Eingeweideganglion der Weichtiere); zuletzt überragt eines sämtliche

anderen an Größe, so daß man von einem einzigen und eigentlichen Zentrum (Gehirn samt Rückenmark der Wirbeltiere) sprechen kann. Vom Ganglienapparat des Zentralnervensystems strahlt dann der Faserapparat des peripheren Nervensystems aus; daneben verblieben zahlreiche kleinere Ganglien in ursprünglicher Verbreitung, die nun als sympathisches Nervensystem in Zwischenschaltung arbeiten.

Bei den Pflanzen, wo der untergeordnete Bewegungsbetrieb kein so promptes Ingangsetzen erfordert, ist es zur Ausbildung eines besonderen Nervensystems nicht gekommen. Man schließt daraus mit einigem Recht auf ein entsprechend untergeordnetes Erregungs- und Empfindungsvermögen, — wovon wir in der Art, wie selbst der feinfühligste Mensch, der kein Tier quälen würde, Gewächse behandelt, Blumen pflückt u. dgl., eine unwillkürliche Nutzanwendung machen. Nach unseren Begriffen von lebender Substanz, woraus ja auch die Pflanzen bestehen, ist aber selbstverständlich, daß sie Irritabilität besitzen; falsch wäre es auch, ihnen jede Sensibilität absprechen zu wollen. Steht zwar wohl die Reizleitung auf gänzlich undifferenzierter Stufe, so existieren doch (bald zu erwähnende) reizempfangende Vorrichtungen, die nebst verschiedenen Reizerfolgen die Existenz einer primitiven Pflanzenseele und mithin die Berechtigung einer Pflanzenpsychologie (Francé, Haberlandt) beweisen.

3. Reizaufnahme (Sensibilität)

Ist, wie beschrieben, das Zentralnervensystem mit anschließenden Leitungsbahnen in die Tiefe gerückt, so muß derjenige Teil des Systems, der die äußere elementar-energetische Situation beherrscht und für den Organismus zum Guten lenken soll — der die unmittelbar von außen kommenden Reize als erster aufzunehmen hat, an der Oberfläche bleiben. Das sind die Sinneszellen, die sich zu Sinnesepithelien zusammenschließen, aus denen unter Heranziehung und zweckmäßiger Umbildung von Nachbargeweben die Sinnesorgane gebildet werden. Eine Aufzählung der „fünf Sinne", deren Zahl die Wissenschaft freilich etwas erweitern muß, lehrt so recht wieder, daß auch die Reizaufnahme, die zur Ausbildung hochspezialisierter Werkzeuge geführt hat, anfänglich und bis zu dem gewissen, unentbehrlichen Grade dauernd allen Teilen des Lebewesens zukommt.

Denn für den ursprünglichsten aller Sinne, den Organsinn oder das Allgemeingefühl, gibt es noch bei den höchsten Tieren keine besonderen Reizpforten, sondern da ist jedes Organ für sich selbst und in dieser Eigenschaft auch für alle anderen die Aufnahmestelle derjenigen Empfindungen, die sich als Wohl- und Unwohlbefinden, Lust und Schmerz, Hunger und Durst (Organempfindungen sensu strictiore), Lage und Bewegung (Muskelempfindungen) kundgeben. Es sei denn, daß man für die Empfindungen der Lage — es ist dies ein vielumstrittenes Gebiet — das schon tief unten im Tierreich beginnende, fälsch-

lich als „Hörblase" bezeichnete *Gleichgewichtsorgan* hier aussondern müßte, das bei den höheren Wirbeltieren in den Bogengängen des Ohrlabyrinths mit ihren „Hörsteinen" (Otolithen — richtiger Statolithen) seinen Sitz hat. — Schon eine große Besonderheit der Organsind die Hautempfindungen: nur *ein* Organ vermittelt sie, die Haut, — freilich eines von größter flächenhafter Ausdehnung, das noch recht vielseitig ist, indem es neben den Sinnesfunktionen noch solche der schützenden Bedeckung, der Atmung, Ausscheidung und Temperaturregulierung

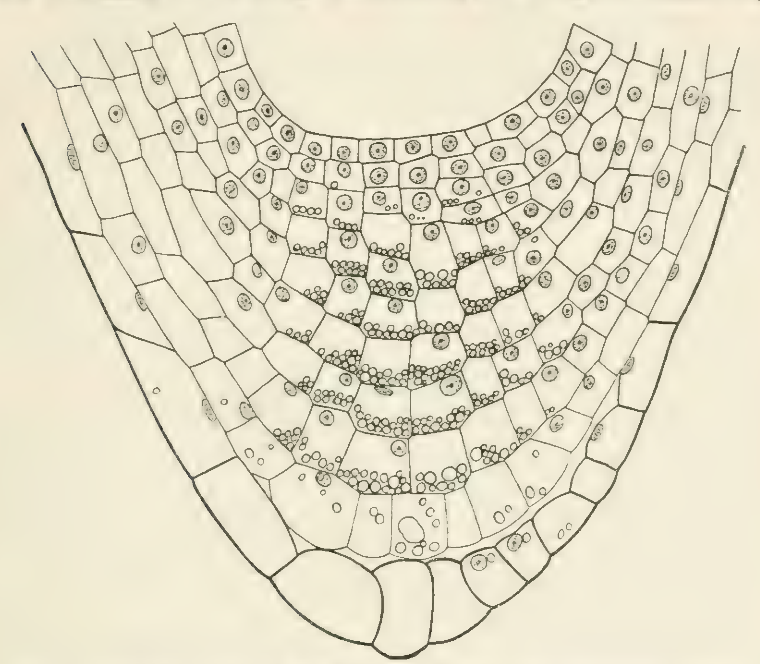


Abb. 7. Längsschnitt durch eine Wurzelhaube: als Gleichgewichtskörperchen dienende Stärkekörner liegen an den unteren Zellwänden.
(Nach Nemec aus Haberlandts „Physiologischer Pflanzenanatomie".)

versieht. Aber besondere kölbchenförmige Nervenendigungen, die Tast- und Temperaturkörperchen, vermitteln von hier aus den Zentren Sinneseindrücke, die sich als *Tast- und Temperatursinn* untereinander wie von den übrigen Organempfindungen deutlich sondern lassen, mithin selbständige Sinnesgebiete erschließen. — Allmählich scheiden sich aus den zu dieser „Gefühls"vermittlung innervierten Zellen solche, die auf noch feinere Anstöße aus der Umgebung reagieren: etwa auf leise Druckschwankungen des Wassers, wie vermutlich bei den die Seitenlinie bildenden Lateralorganen der Fische; oder sogar auf rasche Luftwellen, die sich derartig verfeinerten Sinneszellen als Schall mitteilen; oder endlich in höchstem Raffinement auf schwingende Teilchen des Licht-

äthers, die sich in Sehempfindungen äußern. Lassen sich die sie auslösenden Reize in letzter Linie, wenn auch äußerster Verfeinerung auf mechanische Energien zurückführen, so geht die Differenzierung der Sinneszellen nach anderer Richtung zur Perzeption chemischer Energie über; das dafür geschaffene Sinnesgebiet treffen wir in seiner besten Ausbildung und abermaliger Arbeitsteilung graduell, aber keineswegs prinzipiell in Geruchs- und Geschmackssinn geschieden an, den ersteren für Wahrnehmung besonders verdünnter Stoffe, die sich daher meist in gasförmigem Zustande befinden müssen, den letzteren zur Aufnahme konzentrierterer, daher meist flüssiger Lösungen geeignet. Mit Gesichts- und Gehörsinn und zugehörigen Sinnesnerven sind die Aufnahmsorgane auf den Gipfel der Spezifität emporgerückt, denn sie können andere Energiearten als diejenigen, worauf sie einzig eingestellt sind, auch nur mehr in ihrer spezifischen Weise verwerten: so ist die Reaktion auf einen Stoß, der den Sehnerven trifft, ein Funkensehen, also eine optische, keine mechanische Empfindung. Geschmack und Geruch sind noch nicht in diesem Grade spezifisch: denn unter die von ihnen vermittelten chemischen mengt sich, mit letzteren oft verwechselt, noch manche taktile Hautempfindung. Stechende, scharfe, beißende, brennende „Gerüche" und „Geschmacksempfindungen" sind keine echten Empfindungen der Nasen- und Mundschleimhaut, sondern solche des in die Nasen- und Mundhöhle fortgesetzten Hautintegumentes im allgemeinen.

Die Pflanzen besitzen, obwohl sich bei ihnen nirgends ein reizleitendes System ausgebildet findet, dennoch reizaufnehmende, also Sinnesorgane: spitze Wärzchen (Papillen) zur Lichtaufnahme auf samtigen Blättern; Tasthaare besonders auf Blättern, die sich insektenfangend betätigen; Stärkekörner (Abb. 7), die in Wurzelspitzen die Gleichgewichtssteinchen der Tiere vertreten und als statische Werkzeuge dienen. Daß manche Pflanzen recht sensibel sind, erkennt man an den prompten Schließbewegungen der Mimosenblätter, an den einwärts schnappenden Staubblättern des Sauerdorns, den Schleuderfrüchten der Balsamine und Spritzgurke.

4. Reizleitung

Gehen wir diesmal von den Pflanzen aus und schließen gleich an die Aufzählung ihrer Sinnesorgane die Beschreibung ihrer Art, die Sinneseindrücke weiterzuleiten. Da sie keine hierzu spezialisierte Nervensubstanz und weder Neuronen noch Neuriten besitzen, kann nur die allgemeine Irritabilität, wie sie jeder Zelle zukommt, dafür herangezogen werden: die Erregung muß von Zelle zu Zelle weitergegeben werden. Auch diese Kommunikation ist erschwert durch die dicken Zellwände; indessen wird das Hindernis umgangen durch die darin befindlichen Poren, die dem Zelleib erlauben, Plasmafortsätze in die Nachbarzelle hinüberzustrecken. Daß die Pflanzen des Reizleitungsvermögens nicht entbehren, wird nicht bloß durch den eben gemeldeten anatomischen

Befund, sondern mit Sicherheit durch das physiologische Experiment bewiesen: bekanntlich wenden sich Stengel und Blätter dem Lichte zu; umhüllt man den Stengel mit lichtundurchlässigem Stoff (Stanniol- und schwarzem Papier), so daß das Licht nur von den Blättern aufgenommen werden kann, so tritt die entscheidende Krümmung dennoch ebenfalls schon ganz unten am Stengel ein. Immerhin bleibt die Reizleitung der Pflanze eine primitive und langsame, vergleichbar dem Nachrichtendienst, den eine Kette Menschen dadurch versieht, daß einer immer in Hörweite vom anderen steht und ihm die Nachricht zuruft.

Demgegenüber erhebt sich die Reizleitung des Tieres zum Range einer telegraphischen oder Telephonverbindung: nötig ist nur eine Empfangs-, eine zentrale Umschalt- und eine Übernahmsstation, zwischen denen die Drähte laufen und ihre Ausgangspunkte von Entfernung und Zeit fast unabhängig machen. Empfangsstation ist das Sinnesorgan, Zwischenstation das zentrale Nervengewebe, Übernahmsstation das periphere „Erfolgsorgan" (Muskel, Drüse), das auf die überbrachte Erregung endgültig antwortet. Nun stellt sich der Gesamtverlauf dieses Systems so dar: das empfangende Sinnesorgan liegt natürlich an der Körperoberfläche; es ist durch einen Nerv mit dem zentralen Ganglion verbunden; und dieses wieder ist durch einen Nerv mit dem ausübenden Organ verbunden, das sich gewöhnlich wieder näher der Oberfläche befindet, um eben der Außenwelt gegenüber zweckmäßig zu reagieren. Die Nervenfaser, die von einer Sinneszelle zum zugehörigen zentralen Neuron führt, muß daher die Erregung nach innen leiten — sie leitet zentripetal; eine Faser hingegen, welche dies Telegramm nun als Aktionsbefehl an den Muskel, an die Drüse weitergibt, muß eher wieder nach außen führen — sie leitet zentrifugal. In den mächtigen Nervenbündeln der höheren Tiere laufen beiderlei Fasern, sensible und motorische (die zu Muskeln) bzw. sekretorische (die zu Drüsen führen), auf weite Strecken einträchtig beisammen, genügend durch ihre Mark- und Schwannsche Scheide isoliert: so entspringt aus dem Rückenmark unten je eine motorisch-sekretorische, mündet oben ins Mark je eine sensible Wurzel, deren Faserbündel sich zum großen Spinalnerven vereinigen. Je ein derartiges zusammengehöriges System von Nervenelementen, bestehend aus Sinneszelle, empfangender (rezeptorischer) Bahn, Zentralzelle, bewirkender (effektorischer) Bahn und Erfolgszelle, nennt man insgesamt Reflexbogen. Anschließend an die zentrale Ganglienzelle ist oft noch eine „Hemmzelle" eingeschaltet (oder deren mehrere), die normalerweise eine zu große Heftigkeit, Schnelligkeit und Ausdehnung der Erregung über ihr zuständiges Gebiet zu verhindern hat. Jedes dieser Elemente kann für sich allein erkranken oder durch Gifte (z. B. Alkohol, Koffein, Nikotin) gelähmt werden; betrifft es die Hemmzelle, dann sind wir eine Beute unbeherrschter Empfindungen und Bewegungen — wir sagen, die „Hemmungen sind weggefallen".

Die intimeren Vorgänge in der reizbaren Substanz, der Nervenfluß, seine Geschwindigkeit und sein elektromotorisches Verhalten, können

in die „Allgemeine Biologie“ nicht mehr Aufnahme finden; wir weisen sie einer spezielleren Reizphysiologie zu, deren Erfahrungen sich bereits auf ansehnlicher Höhe bewegen.

5. Reizbewahrung

Hauptsächlich den Zentralorganen kommt noch die Aufgabe zu, Spuren erfolgter Erregungen, Reizeindrücke oder Erinnerungsbilder („Engramme“ — Semon) zurückzubehalten. Die Substanz einer Nervenzelle ist in ihrer feinsten Struktur nach jedem Erlebnis, das durch sie hindurchgegangen ist, nicht ganz dieselbe wie vorher, sondern in einer Art verändert, die sie fähig macht, auf denselben Reiz ein andermal schneller, stärker und besser zu reagieren. Um z. B. einem noch nicht zugerittenen Pferd die verschiedenen Gangarten beizubringen, bedarf der Dresseur anfangs der ganzen Kraft seiner Schenkel, wenn deren Druck zur Hervorrufung bestimmter Bewegungen ausreichen soll; allmählich aber darf der Reiter so weit damit nachlassen, daß die nämlichen Stellungen, noch dazu viel prompter als zu Anfang, durch Druckreize von solcher Schwäche ausgelöst werden, wie sie ursprünglich überhaupt keine Beachtung fanden. Kaum weniger gut gelingen derartige Experimente bei niedrigeren Tieren: die Wasserflöhe (Daphnien) schwimmen gerne sonnbeschienenen Stellen ihres Wohngewässers zu; man hat gefunden, daß nach mehrmaliger Einwirkung bestimmter Lichtstärken ein Viertel von demjenigen Reiz, der zu Beginn des Versuches notwendig war, zur Erzielung der nämlichen Reaktion genügte, ferner, daß bei gleichbleibender Reizstärke die Tierchen zum drittenmal nur 28 statt 48 Sekunden benötigten, um eine Strecke von 16 Zentimetern zu durchschwimmen. Gleiches gilt sogar von Pflanzen: jeder Blumenbesitzer weiß, daß sich die Sprosse dem Lichte zuneigen; von Oltmanns sind diese Krümmungen an Fruchtkörpern von Pilzen gemessen worden, und dabei stellte sich heraus, daß ein und dieselbe Lichtmenge, die am ersten Tage nur schwache Krümmung erzeugte, am zweiten eine viel stärkere zuwege bringt.

Nochmals sei die Mahnung ausgesprochen, dessen bewußt zu bleiben, daß auch das Gedächtnis der lebenden Materie nicht etwa ausschließliches Eigentum der Neuronen, also bei uns vor allem der Rindenzellen im Gehirn sein kann, sondern jede Zelle leistet Gedächtnisarbeit, die gegenüber derjenigen mnemischer Spezialisten nur graduell minderwertig ist. Sehr schön läßt sich dies an isolierten (von ihrer nervösen Verbindung losgelösten) Muskelfasern demonstrieren, die in Zuckungen geraten, wenn ein intermittierender elektrischer Strom sie durchfließt. Nun ist die Reizbarkeit glatter Eingeweidemuskeln (S. 75) so gering, daß ein schwacher Strom nicht genügt, ihre Zusammenziehung zu bewirken; die ersten elektrischen Schläge bleiben wirkungslos, der Muskel bleibt in Ruhe. Nach genügend häufiger Wiederholung von Schlägen, die für sich allein hierzu nicht ausreichten, beginnt der glatte Muskel den-

noch zu zucken. Dieser Effekt kann nur dadurch ermöglicht sein, daß die Muskelsubstanz Eindrücke der früheren Erregung in sich aufbewahrt und mit den frisch hinzukommenden derart verbindet, daß die „Reizsummation" schließlich einem viel stärkeren Einzelreiz gleichkommt und daher auch dessen Reaktion hervorruft.

6. Tropismus und Taxis

Wir betonten bereits bei Begriffsableitung der Reizbarkeit (S. 39), daß wir auf stattfindende Erregungen teils durch subjektive Empfindungen schließen (dies aber nur bei uns selbst), teils durch die Schwankung des Nervenstromes, teils endlich durch Bewegungs-, Wachstums- und Stoffwechselvorgänge an einem Erfolgsorgan oder dem ganzen Organismus. Was nun die Bewegungs- und Wachstumsvorgänge in ihrer Eigenschaft als Reizerfolge betrifft, so ist ihr Wert für die Feststellung bestimmter Erregungen dadurch gesteigert, daß sie zur Reizquelle in sichtbar geordneter Beziehung stehen, daß sie entweder der Reizquelle zu- oder von ihr abgewendet sind. Handelt es sich um eine Wachstumsrichtung in bezug auf den Reiz, so spricht man von Tropismus; bei einer ebensolchen Bewegungsrichtung von Taxis. Mit Rücksicht darauf, daß letzten Endes eine Synthese selbst zwischen scheinbar so verschiedenen Vorgängen, wie Wachstum und Bewegung, möglich ist, indem doch zur Veranlassung des Wachstums, der Zellteilung, ebenfalls Bewegungen (der sich teilenden Zellen) nötig sind, wenden viele, besonders amerikanische Forscher nur den einzigen Namen „Tropismen" für beiderlei Erscheinungen an, deren begriffliche und terminologische Trennung uns indessen hier zweckmäßig erscheint. Erfolgt Wachstum und Bewegung zur Reizquelle hin, so sind die Tropismen (Taxismen) positiv; im anderen Falle negativ.

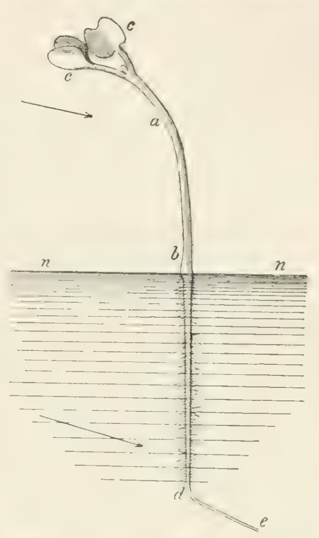


Abb. 8. Positiver Phototropismus des Stammes (a, b), negativer Phototropismus der Wurzel (d, e) bei einem Senfsämling (Sinapis alba), der in Wasser (n, n) kultiviert ist. Die Pfeile zeigen den Lichteinfall an.
(Nach Frank aus Davenport, Experimental Morphology.)

Jede Energieart, die als Reiz und folglich erregend zu wirken imstande ist, ruft auch derartige Bewegungs- und Wachstumsrichtungen hervor. Folgen wir dabei der Reihe nach unserer Aufzählung (S. 55), so gäbe es also einen positiven und negativen Phototropismus (Phototaxis, Abb. 8, 9) mit bezug auf das Licht-, Heliotropismus (Heliotaxis), wenn nur

Sonnenlicht in Betracht kommt; ebensolchen Thermotropismus (Thermotaxis — das Wort Taxis lasse ich in der Aufreihung künftig als selbstverständlich weg) in bezug auf die Wärme; Hydrotropismus hinsichtlich der Feuchtigkeit; Chemotropismus hinsichtlich stofflicher Einflüsse — Trophotropismus, wenn es sich dabei um Nahrungseinflüsse handelt; Stereotropismus im Hinblick auf Raumeinflüsse — Thigmotropismus, wenn es sich um Berührungsreize, Rheotropismus, wenn es sich um Wasser- oder Luftströmungen handelt; Geotropismus beim richtenden Eingreifen der Schwerkraft, Elektro- (Galvano-)

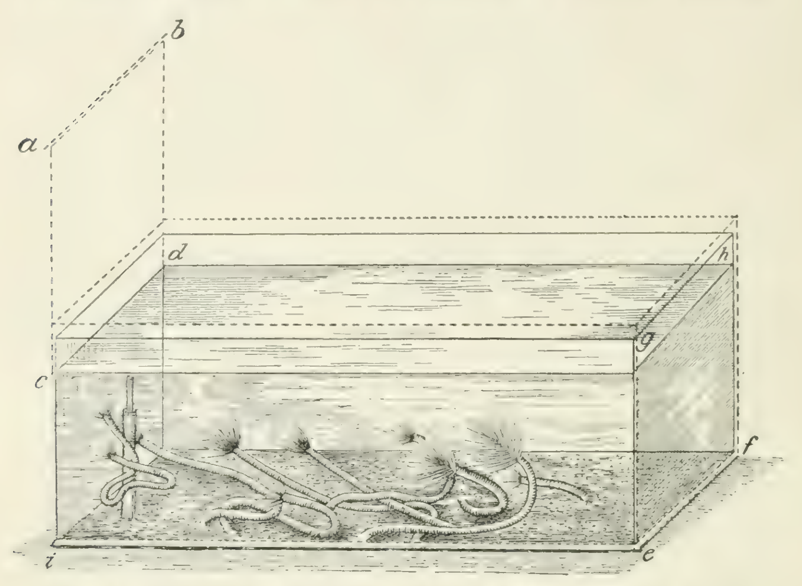


Abb. 9. Positiver Phototropismus von Röhrenwürmern (Spirographis Spallanzanii) in einem Aquarium, das durchs Fenster (a, b, c, d) Licht empfängt: die Tiere waren zu Versuchsbeginn flach auf den Boden gelegt worden, mit ihren Köpfen (Kiemenkränzen) gegen die finstere Seite (e, f, g, h) gekehrt. (Nach Loeb aus Davenport, Experimental Morphology.)

und Magnetotropismus bei (selten beobachtetem) Eingreifen der schon im Wort bezeichneten noch übrigen Energien. Die richtenden Einflüsse der Dichte können gewöhnlich nicht vom Chemotropismus oder vom Stereotropismus mit seinen Abarten unterschieden werden.

Die meisten grünen Pflanzen (Abb. 8 a, b) wachsen zum Licht (positiver Heliotropismus) und von der Erde weg (negativer Geotropismus); kriechende und kletternde Pflanzen aber nur längs einer Unterlage (positiver Thigmotropismus); Wurzeln hingegen (Abb. 8 d, e) sind umgekehrt negativ heliotropisch und positiv geotropisch und zeigen nebstbei starken positiven Stereotropismus. Flutende Pflanzen verlängern sich in der Richtung des Stromes (also entgegen der Reizquelle!), sie

sind negativ rheotropisch. Fische hingegen stellen sich oft mit den Köpfen stromaufwärts ein und sind dann positiv rheotaktisch. Amphibien wandern zu Beginn der Laichzeit oft weite Strecken zu Gewässern, die sie vermöge ihrer positiven Hydro- und Geotaxis (welch letztere sie immer die tiefsten Terrainstellen aufsuchen läßt) zu finden verstehen. Insekten reagieren mit wenig Ausnahmen (Schabe, Ohrwurm, Springschwänze) positiv phototaktisch und negativ geotaktisch, wie die hartnäckig an Fensterscheiben anprallenden und hinauflaufenden Stubenfliegen, ins Lampenlicht flatternde Nachtkerfe beweisen. Die positive Thigmotaxis manch niederer Wassertiere ist so groß, daß sie, auf einem Stein sitzend, der an dünnem Faden mitten in ein volles Gefäß gehängt ist, den Stein beständig umwandern, aber niemals verlassen, weil sie es nicht wagen, durchs freie Wasser den Boden des Gefäßes zu gewinnen, — wissenschaftlicher ausgedrückt, weil sie sich dem richtenden und in diesem Falle fesselnden Einflusse des Berührungsreizes nicht entziehen können.

So wie wir früher die Zusammengesetztheit der energetischen Situation und Schwierigkeit der Trennung einzelner Komponenten daraus betont haben, so ist jetzt hervorzuheben, daß jedes Lebewesen auf Lebenszeit zugleich einer ganzen Reihe von Bewegungs- und Wachstumsantrieben in Richtung auf Reizquellen hin und von solchen weg gehorchen muß. Manche dieser gleichzeitigen Tropismen und Taxismen unterstützen und summieren sich, andere hemmen einander, zuweilen bis zur Aufhebung. Das Scherzwort vom Esel, der zwischen zwei Heubündeln verhungerte, hat seinen Wahrheitsgehalt; bei jedem Hund läßt sich unentschlossenes Zögern wahrnehmen, wenn man ihm von zwei Seiten je einen gleich leckeren Bissen gleich weit vorhält. Lehrreich sind Versuche am Seestern, der überm Rande zweier dicht aneinandergerückter Aquarien liegt; enthält nur das eine Aquarium Wasser, so läßt ihn seine positive Hydrotaxis unverzüglich hineingleiten; enthält ein Aquarium Seewasser, das andere Süßwasser, so geleitet ihn — schon etwas langsamer — die Chemotaxis ins erstere, als sein heimatliches Element; enthalten aber beide Aquarien dasselbe Wasser, und die Arme des Seesternes tauchen seitlich herabhängend genau gleich weit ein, so bleibt er über dem Wasserspiegel, bis er vertrocknet.

Wie von zwei konkurrierenden Antrieben schließlich einer zum Sieg gelangt und den anderen allenfalls sogar in sein Gegenteil wandelt, zeigen eigene Versuche an der Fangschrecke (Gottesanbeterin): immer sucht sie in ihrem Käfig die höchstgelegene und hellste Stelle als Ruheplatz. Zwingt man sie aber, dem Futter in die tiefste und finsterste Ecke nachzugehen, das sie erst hier zu fassen kriegt, so ist sie nach einiger Zeit schon von selbst positiv geo- und negativ phototaktisch geworden. Auf dem Sieg fremder Antriebe über die gewohnten beruht ja auch, nebst dem Gedächtnis, Drill und Dressur.

Schließlich soll noch gezeigt werden, wie ohne Wettbewerb verschiedener Reizqualitäten ein positiver Antrieb in einen negativen umgeschaltet werden kann, und zwar durch die Intensität

des einwirkenden Reizes selbst. Läßt man in gemessener Entfernung eine starke Lichtquelle (Bogenlampe) von der Seite her auf Pflanzensämlinge wirken, so sind die weitest entfernten bald deutlich in der Richtung gekrümmt, aus der die Strahlen kommen; in der Mitte stehende wachsen kerzengerade, nahe der Lampe befindliche wenden sich von ihr ab. Auf derselben Regelmäßigkeit beruhen großenteils die periodischen Wanderungen, die man an den kleinen schwebenden Lebewesen („Plankton") des Meeres und größeren Binnenseen wahrnimmt: bald nach Sonnenaufgang trifft man viele Arten massenhaft in den oberen Wasserschichten; scheint aber die Sonne bereits zu grell und heiß, so sinken sie tiefenwärts, um daselbst bis zum nächsten Morgen zu verbleiben.

Aus der bisherigen Darlegung konnte es den Anschein gewinnen, als seien im Tierreich ausschließlich Taxismen, im Pflanzenreich Tropismen im Gange. Immerhin mag der Leser den zutreffenden Eindruck mitnehmen, daß das meiste, was Tiere durch Fortbewegung besorgen, bei den Pflanzen durch Wachstum erledigt wird: das Auskeimen des Pollenkornes und seine Verschmelzung mit der Samenknospe durch Einwachsen des Pollenschlauches — wahrscheinlich ein chemotropischer Vorgang — steht als weiteres derartiges Beispiel dem äußerst mobilen Aufsuchen des Tiereies durch den Samenfaden — einem vielleicht chemotaktischen Vorgang — gegenüber. Aber es gibt doch auch pflanzliche Taxismen und tierische Tropismen: ersteres zeigen alle freibeweglichen Vegetabilien, wie Schwärmsporen, Geißel- und Kieselalgen; letzteren zeigen festgewachsene Tiere wie Korallen und Moostierchen, sowie ganz besonders das präzis gerichtete Wachstum der Gewebe innerhalb des Organismus. Wenn nach Verwundung die richtigen Teile wieder zusammenwachsen, Blutgefäß mit Blutgefäß, Muskel mit Muskel, Haut mit Haut, so ist das den Anziehungen zu danken, die gleichartige Gewebe selbst aufeinander ausüben; eine Abart des Chemotropismus, die Roux, wenn er einzelne, isolierte Zellen betrifft, Zytotropismus genannt hat. Am schönsten ist er durch Versuche neuesten Datums, besonders Harrisons, beobachtet worden, die das Wachsen des Gewebes, etwa das Auswachsen einer Nervenfaser, außerhalb des Organismus, in sogenannten „Deckglaskulturen" verfolgten. Doch darüber soll erst das Kapitel „Wachstum" berichten.

Literatur über Reizbarkeit:

Francé, R. H., „Die Lichtsinnesorgane der Algen (Studien zum Ausbau der vegetabilen Reizphysiologie I)". — Monographien zum Ausbau der Entwicklungslehre, Stuttgart, Franckhsche Verlagshandlung, 1908.

Francé, R. H., „Pflanzenpsychologie als Arbeitshypothese der Pflanzenphysiologie". Stuttgart, Franckhsche Verlagshandlung, 1909.

Haberlandt, G., „Sinnesorgane im Pflanzenreich". Leipzig, W. Engelmann, 1901.

Haberlandt, G., „Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter". Leipzig, W. Engelmann, 1905.

Jennings, H. S., „Die niederen Organismen, ihre Reizphysiologie und Psychologie". Deutsch von E. Mangold, Leipzig, B. G. Teubner, 1914.
Loeb, Jaques, „Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen". Würzburg, G. Hertz, 1890.
Mach, E, „Beiträge zur Analyse der Empfindungen". Jena, G. Fischer, 1902.
Mast, S. O., „Light and the behavior of organisms". Neuyork, J. Wiley & Sons, 1911.
Nemec, B., „Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen". Jena, G. Fischer, 1901.
Pfeffer, W., „Pflanzenphysiologie". 2 Bände. Leipzig, W. Engelmann, 1897, 1904.
Pringsheim, E. G., „Die Reizbewegungen der Pflanzen". Berlin, J. Springer, 1912.
Rádl, Em., „Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere". Leipzig, W. Engelmann, 1903.
Semon, R., „Der Reizbegriff". Biologisches Zentralblatt, XXX, Nr. 5, S. 181—210, 1910.
Semon, R., „Die mnemischen Empfindungen". Leipzig, W. Engelmann, 1909.
Uexküll, J. v., „Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere". Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1905.
Verworn, M., „Erregung und Lähmung". Jena, G. Fischer, 1914.
Winterstein, Hans, „Handbuch der vergleichenden Physiologie". Jena, G. Fischer, 1914.
(Vergleiche auch die Schriften von Haberlandt, Mac Dougal, Sachs und Wiesner im V. Kap. über „Stoffwechsel", von Jost im VIII. Kap. über „Zeugung und Vermehrung" von Hering, Kammerer — Musikalisches Talent — und Semon — Mneme — im IX. Kap. über „Vererbung".)

IV. Bewegbarkeit (Motilität)

1. Protoplasma- und Wimperbewegung

Die primitivste Art der Bewegung, die amöboide oder Protoplasmabewegung, besteht darin, daß ein Klümpchen lebenden Stoffes — eine einzeln lebende Zelle — an Stellen geringer Oberflächenspannung Lappen (Scheinfüßchen, „Pseudopodien") vorfließen läßt, denen der Rest des Klumpens nachfolgt. Diese Bewegung führt ihren Namen von einem der einfachsten Lebewesen, das wir kennen, der Amöbe (einem Wurzelfüßer, S. 92, Abb. 15); ihren anderen Namen trägt die Bewegung davon, daß der primitivste lebende Stoff, woran sie sich zeigt, das undifferenzierteste Plasma (besonders das der Urwesen oder Protisten) als „Protoplasma" in die Wissenschaft eingeführt ist. Profilbilder der wandernden Amöbe (Abb. 10) zeigen, daß die Hauptmasse des Klümpchens oder zähen Tropfens durchaus nicht der Unterlage aufzuruhen braucht, sondern daß die Scheinfüßchen auch als Stützen Verwendung finden; einer physikalischen Erklärung der Lappenbildung steht indessen diese Beobachtung nicht im Wege. — Amöboide Bewegung bleibt im vielzelligen Organismus dem Gros derjenigen Zellen erhalten, die sich aus dem Gewebsverbande befreien: weißen Blutkörperchen, Mesenchymzellen (S. 38) und reich verästelten Farbstoffzellen (S. 299), auf deren Bewegungen der Farbwechsel vieler Tiere (Krebse, Kopffüßer, Fische, Amphibien) beruht.

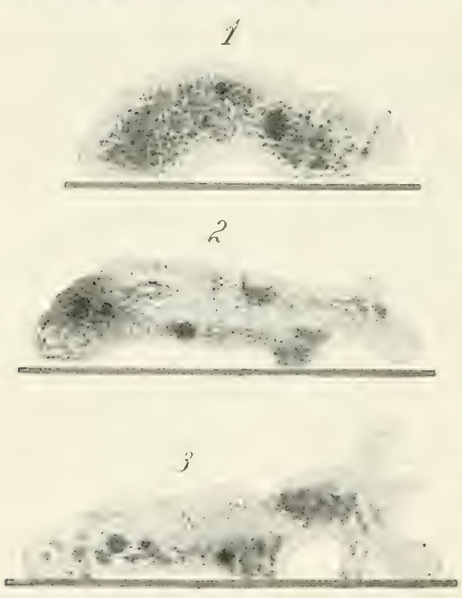


Abb. 10. Amoeba proteus in drei aufeinander folgenden Stellungen ihrer Fortbewegung, von der Seite gesehen.
(Nach Dellinger.)

Bei der Amöbe kann das Vortreten der Scheinfüßchen an beliebigen Stellen der Oberfläche geschehen; bei anderen Wurzelfüßern, die ein

Gehäuse bauen, können aus rein mechanischem Grunde nur dessen Öffnungen dazu benützt werden. Beschränken sie sich auf feine Löcher und Poren, so fallen die Pseudopodien entsprechend dünn, aber dafür sehr lang aus und geben der Zelle das Ansehen einer mikroskopischen, von Strahlen umsäumten Sonne (daher die Namen „Sonnentierchen", „Strahltierchen"). Frei im Wasser treibenden („planktonischen") Formen gewähren jene lang ausgezogenen Protoplasmafäden behufs Minderung der Sinkgeschwindigkeit eine passiv wirkende Schwebevorrichtung, wie sie sich bei vielen anderen schwebenden Organismen (Geißelalgen, Quallen, niederen Krebsen) in anderer Form, aber nach gleichem Prinzip wiederholt. Darum sinken die Gehäuse abgestorbener Planktonwesen fortwährend wie ein organischer Regen zu Boden, wo sie mächtige Schichten von Kalk- und Kieselschlamm bilden, aus deren Verkittung sogar mächtige Felsen (wie die Kreide Rügens und der Küsten am Ärmelkanal) hervorgehen.

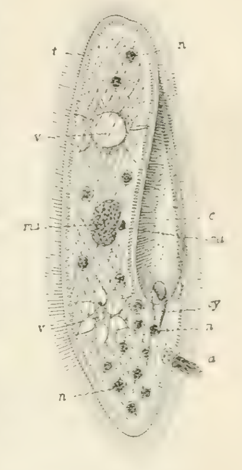
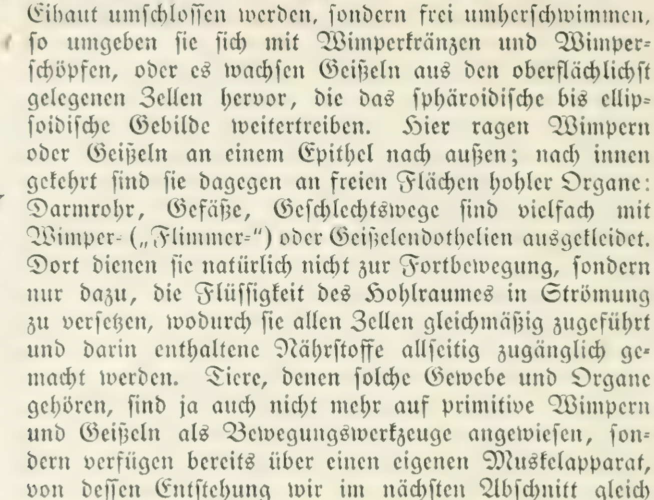


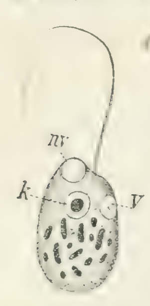
Abb. 11. Pantoffeltierchen (Paramaecium): c Zellmund (Cytostom), cy Zellschlund (Cytopharynx), n Nahrungsvakuolen, a eine Kotvakuole nach außen entleert, v pulsierende Vakuolen, oben deren zuführende Kanäle ziemlich leer, die zentrale Blase voll, unten umgekehrt, t Nesselstäbchen (Trichozysten), ma Hauptkern (Makronukleus), mi Nebenkern (Mikronukleus).
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

Das Vortreten von Scheinfüßchen wird unmöglich, sobald die äußere Plasmaschicht genügende Starrheit angenommen hat, um dem Zellkörper Formbeständigkeit zu geben. Dies Resultat ist bei den Aufgußtierchen oder Wimperinfusorien (Ziliaten, Abb. 11) und den meisten Geißelträgern (Flagellaten, Abb. 12) erreicht. Jetzt muß also für die Bewegung anders vorgesorgt werden: es geschieht durch haarförmige Fortsätze des starren Außenplasmas, die nicht gleich amöboiden Lappen ihren Ort wechseln, sondern stabil sind. Entweder sind die Fortsätze kurz und stehen dann meist in großer Zahl dicht nebeneinander (Wimpern, Zilien, Abb. 11); oder sie sind lang und stehen nur zu 1—2 an jeder Zelle (Geißeln, Flagellen, Abb. 12). Wimpern und Geißeln wirken als Ruder, indem sie beständig in einer (im Bedarfsfalle umkehrbaren) Richtung schlagen und so in der umgebenden Flüssigkeit einen Strom erzeugen. Wie der Name sagt, ist ein Wimperkleid das Fortbewegungsmittel der Ziliaten, der Geißelbesatz das der Flagellaten, auch der Bakterien.

Wimpern und Geißeln bleiben vielen Zellen im zusammengesetzten Organismus erhalten, und zwar erstens einem Teil derjenigen, die gelegentlich den Gewebsverband verlassen: die Samenfäden vieler Tiere tragen eine, die männlichen Sporen mancher Algen sowie der Moose (Taf. I, Fig. 4 c) zwei Geißeln („Schwänze"), die „Schwärmer" anderer Algen einen Wimperkranz. — Zweitens behalten mitunter auch solche Zellen, die im

epithelialen Verbande bleiben, Wimpern oder Geißeln: wenn Keimlinge niederer Tiere (Hohltiere, Stachelhäuter) schon sehr bald — auf dem „Blasen"- oder dem „Becherstadium" (S. 146) — nicht mehr von der Eihaut umschlossen werden, sondern frei umherschwimmen, so umgeben sie sich mit Wimperkränzen und Wimperschöpfen, oder es wachsen Geißeln aus den oberflächlichst gelegenen Zellen hervor, die das sphäroidische bis ellipsoidische Gebilde weitertreiben. Hier ragen Wimpern oder Geißeln an einem Epithel nach außen; nach innen gekehrt sind sie dagegen an freien Flächen hohler Organe: Darmrohr, Gefäße, Geschlechtswege sind vielfach mit Wimper- („Flimmer-") oder Geißelendothelien ausgekleidet. Dort dienen sie natürlich nicht zur Fortbewegung, sondern nur dazu, die Flüssigkeit des Hohlraumes in Strömung zu versetzen, wodurch sie allen Zellen gleichmäßig zugeführt und darin enthaltene Nährstoffe allseitig zugänglich gemacht werden. Tiere, denen solche Gewebe und Organe gehören, sind ja auch nicht mehr auf primitive Wimpern und Geißeln als Bewegungswerkzeuge angewiesen, sondern verfügen bereits über einen eigenen Muskelapparat, von dessen Entstehung wir im nächsten Abschnitt gleich sprechen werden.





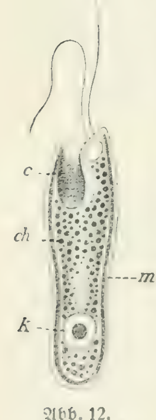


Abb. 12. Geißelträger (Flagellaten): oben Oicomonas termo, nv Nahrung aufnehmende Vakuole, v pulsierende Vakuole, k Kern; unten Chilomonas paramaecium, m Membran, c Zellmund, k Kern, ch Chlorophyllkörner. (Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

Festsitzende oder ganz langsame Tiere bedienen sich noch weiterhin des Wimperschlagens, um einen Wasserstrom zu erzeugen, der ihnen Nahrungspartikel heranwirbelt. Die Wimpern finden sich dann mehr oder weniger in die Umgebung der Einfuhröffnung und aufs Schlundrohr zusammengedrängt: so bereits bei den an ihren kontraktilen Stiel festgewachsenen Glockentierchen unter den Infusorien, weiter bei Schwämmen, Röhrenwürmern, Muscheln, Moostierchen und Seescheiden.



2. Zusammenziehbare Substanz

Dieselbe Art der Arbeitsteilung, die einem Teil des bis dahin gleichmäßig alle Funktionen erfüllenden lebenden Stoffes erhöhte Reizbarkeit verlieh, bildet einen anderen Teil dazu aus, sich in besonderem Maße und Tempo zusammenzuziehen (zu kontrahieren). Diese Ausbildung geschieht, indem die dazu ersehenen Zellen Fasern entwickeln, — die Muskelprimitivfibrillen, die sich in ihrer Längsrichtung stark verkürzen können. Ähnlich wie wir es von Nervenfasern gehört haben, vereinigen sich auch jene feinsten Muskelfasern zu Bündeln; und da sich diese wiederum aneinanderlegen, entstehen schließlich in mehrfacher Häufung die mächtigsten Muskelstränge. Die

einzelnen Fibrillen werden von nicht faserig differenziertem Stoff („Sarkoplasma") begleitet und zusammengehalten; die zum Muskel zusammentretenden Bündel werden von einem der Zellmembran gleichen Stoff („Sarkolemma") eingehüllt; die ganzen Muskeln endlich sind von Bindegewebe bedeckt und geschieden.

Je nachdem nun, ob die faserige Struktur der Muskelzellen an einer Körperstelle entstand, wo rasche Zusammenziehungen erforderlich sind, oder wo langsamere genügen, verfolgt man eine abermals weitergehende Arbeitsteilung in glatte (S. 37, Abb. 5, Detail 17) und quergestreifte (Abb. 5, Detail 18) Fasern. Erstere bestehen nur aus einerlei kontraktiler Substanz; bei letzterer wechseln zwei Substanzen, die sich durch verschiedenes Lichtbrechungsvermögen (einfach- und doppeltbrechend) mikroskopisch leicht unterscheiden lassen, regelmäßig miteinander ab. Die doppeltbrechenden Fleischteilchen („Sarcous elements") liegen innerhalb eines Faserbündels alle in einer Ebene. Je nach diesem feineren Bau fällt auch die Nervenversorgung anders aus: die quergestreiften Muskeln erlangen direkteren Anschluß ans Zentralnervensystem; die motorischen Nerven bilden an der Längsseite des Bündels ein Endbäumchen, das bei höheren Wirbeltieren einer körnigen, flach kegelförmigen Endplatte aufliegt. Die glatte Muskulatur hingegen versorgt unmittelbar das sympathische Nervensystem. Legen wir den uns vom eigenen Leibe her wohlbekannten Maßstab an, so äußert sich die Verschiedenheit der Innervierung, indem die gestreiften Muskeln unserem Willen untertan (willkürliche oder animale Muskeln), die glatten dagegen der Willkür entzogen sind (unwillkürliche oder vegetative Muskeln). Aus ersteren rekrutieren sich die Skelett- und ein Teil der Hautmuskeln (wie diejenigen, die das Mienenspiel beherrschen, und die Ringmuskeln [Sphinkter], welche die Körperöffnungen, wie Mund, After und Augen, abschließen); aus letzteren die übrigen Muskeln in der Haut (welche sie zur „Gänsehaut" zusammenziehen) sowie die Eingeweide- einschließlich der Gefäßrohrmuskeln. Doch ist die Scheidung in bezug auf das psychische Moment der Willkür keine strenge: gleich der zentrale Gefäßmuskel, das Herz, ist quergestreift und arbeitet dennoch unwillkürlich, — noch dazu mit einem Aufwand von Energie und Dauer, der wohl unter sämtlichen Organen einzig dasteht. Direkte Reizung motorischer Nerven durch äußere Insulten löst unabhängig von einem zentralen Willensakt auch an Skelettmuskeln die „Reflexbewegungen" aus. Ferner entbehren Gliederfüßler der glatten, Weichtiere und Würmer der gestreiften Fasern. Man sieht schon aus dieser Gegenüberstellung, daß die Schnelligkeit der Kontraktion die ausschlaggebende Beziehung zwischen Struktur und Funktion abgibt.

Auch bei der kontraktilen (wie bei der sensiblen) Substanz knüpft die erste Durchführung der Organisation an das erste Auftreten vielzelliger Tiere, der Hohltiere, an — obschon sich ein Beginn dazu (langfaseriges Plasma im ungemein rasch und stark zusammenziehbaren Stiel der Glockentierchen) schon unter den Infusorien findet. Das gesamte

Pflanzenreich ist wieder leer ausgegangen: da sich die Fortbewegung dort auf Urpflanzen und ebenfalls einzellige Keime (Schwärmer) höherer Pflanzen beschränkt, vielzellige Gewächse aber durchweg an den Ort gefesselt sind, ist auch nirgendwo die Ausbildung einer besonderen Bewegungssubstanz in Gang gekommen: noch weit mehr als das Kapitel „Reizbarkeit" ist dasjenige über „Bewegbarkeit" ein vorwiegend zoologisches Kapitel, selbst im Rahmen einer „Allgemeinen Biologie".

Außer dieser negativen ist noch eine wichtige Gemeinsamkeit in Durchführung der nervösen und muskulösen Arbeitsteilung feststellbar: sie schreitet von den Außenschichten des Körpers ins Innere vor; die Muskulatur der niederen Tierstämme bis zu den Würmern sind Hautmuskeln. Der doppelte Hautmuskelschlauch (S. 199, Abb. 50) eines Regen-, eines Spulwurmes besteht aus einer äußeren Ring-, einer inneren Längsmuskelschicht, die der Verlängerung und Verkürzung, Verdünnung und Verdickung des Wurmleibes dienen und durch abwechselndes Eintreten dieser Volumverschiebungen ein langsames Vorwärtsschieben, namentlich in selbstgebohrten Löchern vom knappen Durchmesser des Wurmleibes, ermöglichen. Bei Würmern, die, wie der Blutegel, in Schlängelbewegungen hurtig durchs freie Wasser zu schwimmen vermögen, sind Rücken- und Bauchdecke der Quere nach durch etliche Muskelzüge verbunden, deren Verkürzung jene Abflachung des Leibes ergibt, die zu seiner Totalverwendung als Ruder nötig ist.

3. Stütz- und Bindesubstanz

Erst dann aber kann dies „In-die-Tiefe-rücken" recht wirksam werden, wenn die Muskelzüge an Hartteilen, denen sie sich anheften, festen Widerhalt finden. Hierzu ist durch die Abscheidung von starren Schalen und Skeletten schon früh Gelegenheit geboten; es wird entweder ein äußerer Panzer gebildet (Gliedertiere, Schnecken und Muscheln, Stachelhäuter), an deren Innenflächen, — oder ein inneres Gerüst (Wirbeltiere), an dessen Außenflächen die Muskeln sich ansetzen. Bei den Ansatzstellen verlieren die Muskeln ihre fleischigen Elemente und gehen oft ziemlich ausgedehnt in reines Sehnengewebe über; auch die Ansatzstellen der Hartgebilde selbst erleichtern den Muskeln das Befestigen durch Ausbildung entweder von vertieften Gruben und Rillen oder erhabenen Höckern und Leisten, die sich als „Knochenkämme" der Wirbeltiere (z. B. die Krista des Vogelbrustbeines) zu beträchtlicher Höhe erheben. An der feineren Modellierung von Gelenken, die an Umbiegungsstellen der als mehrarmige Hebel dienenden Skeletteile entstehen, nehmen die Muskeln und zugehörigen Sehnen tätigen Anteil. Muß man in der zusammenziehbaren Substanz das aktive Bewegungssystem erblicken, so bilden die Stützsubstanzen dessen kaum minder wichtige passive Ergänzung.

Das Wesen der Stütz- und Bindesubstanzen beruht ebenso wie das der Nerven- und Muskelsubstanzen auf Ausbildung von Fasern

in der Grundsubstanz der Ursprungszellen, hier der Bindegewebszellen (S. 37, Abb. 5, Detail 12—16): beim Kochen Leim gebende Fasern, die allerdings nicht der Reizleitung oder Verkürzung, sondern der Verfestigung des eigenen Gewebes und dadurch mittelbar der Nachbargewebe zu dienen haben. Dazu kommt als Charakteristikum entweder die Bildung großer Hohlräume (Vakuolisierung) im Inneren, wie bei dem ebenfalls hierhergehörigen Fettgewebe (Abb. 5, Detail 14), wo das Innere der Zellen großenteils von Fettkugeln besetzt ist; oder die Erzeugung einer reichlichen Interzellularsubstanz. Diese kann wasserreich und gallertig sein (Stützsubstanz der Schwämme, Scheibenkappe der Quallen, Glaskörper des Auges usw.) oder selbst wieder ein faseriges Netzwerk bilden (Abb. 5, Detail 16), das durch Einwanderung und Ablagerung fester, anorganischer Salze große Festigkeit zu erlangen vermag. Beim Knochen, der zuweilen direkt aus Bindegewebe hervorgeht, bestehen diese mineralischen Einlagerungen (Knochenerde) aus einem Gemisch von phosphor- und (nebenbei) kohlensaurem Kalk, Fluorkalzium und Magnesia. Beim Knorpel ist schon die Grundsubstanz zwischen den Fibrillen fester (chondrinhaltig) und kann ebenfalls Kalkkrümel einlagern; der Knorpel höherer Wirbeltiere wird während des Wachstums „ossifiziert", d. h. durch Knochengewebe zum größten Teile allmählich ersetzt. Die Abscheidung der harten, vorwiegend kalkigen Einlagerungen erfolgt schichtweise, so daß der Knochen blätterige Struktur bekommt. Liegen die Knochenlamellen dicht aufeinander, so entsteht kompakte; bilden sie Zwischenräume, spongiöse Knochensubstanz. An Röhrenknochen findet sich erstere vorwiegend im Mittelteil (Schaft, Diaphyse), letztere an den Enden (Gelenkkörper, Epiphysen), wo die Knochenbälkchen Trajektoriensysteme bilden, deren Bögen nach dem Prinzip des Brückenbaues stets senkrecht zur größten Beanspruchung die größte Stärke aufweisen. Die Röhrenknochen geben auch ein Beispiel für Entstehung größerer zusammenhängender Hohlräume im Knocheninneren, das dann oft mit weichem, breiigem Mark erfüllt ist. Außen sind Knochen und Knorpel mit elastisch bleibendem Bindegewebe, der Knorpel- („Perichondrium") bzw. Beinhaut („Periost") umhüllt, von der aus sich Gefäße und Nerven in den Knochen einsenken, wohin sie durch die Haversschen Kanälchen Zutritt finden. Gelbliche, seidig glänzende Fasern, die so elastisch sind, daß sie sich beim Zerreißen einrollen, vereinigen sich in und über der Beinhaut zu starken Bändern, wo es gilt, eine Stelle schwächeren Widerstandes (so bei Gelenken) zu überbrücken.

Nicht von eigenen Bindesubstanzzellen, die sich nach Abscheidung der eigentlich stützenden und verbindenden Zwischensubstanz ihr ein- und angelagert finden, sondern vom Hautepithel werden „Cuticulae", z. B. Skelette der Gliedertiere und Schalen der Weichtiere, ausgesondert. Letztere bestehen der Hauptmasse nach aus kohlensaurem Kalk, erstere sind ähnlichen Ursprungs wie Nägel, Haare, Federn und Reptilienschuppen: bestehen aus einer dem Horn verwandten Substanz, dem

Chitin. Auch hier kann durch Einwanderung von Kalksalzen (Krebstiere) die Festigkeit ansehnlich erhöht werden. Hornfaserskelette kommen auch bei einer Gruppe von Schwämmen, Skelette aus Kieselsäurenadeln bei einer anderen Gruppe derselben sowie in Form zierlich gegitterter Kugeln schon bei den einzelligen Strahltierchen (Radiolarien) vor, während die ihnen nahestehenden Kreidetierchen oder Löcherträger (Foraminiferen) poröse, gekammerte Kalkschalen erbauen.

Stützsubstanzen werden nicht entbehrlich, wenn ein Organismus seine Ortsbewegung aufgibt; sie dienen ja nicht bloß zum Ansatze der kontraktilen Substanz, sondern auch zur Verfestigung seines Gesamtkörpers, die ihm um so nötiger wird, je größere Dimensionen er annimmt. Daher ist auch das Pflanzenreich mit seinen gigantischen Baumformen, trotzdem es nirgends etwas den tierischen Muskeln Ähnliches ausbildet, reich an Stützsubstanzen; nur häufen sie sich nicht, wie im Tierreich, als Interzellularsubstanzen, sondern als holzige Zellwände an, die stehen bleiben, wenn der plasmatische Zellinhalt längst abstarb. Holz, Bast sowie häufige Verkalkungen (z. B. Kalkalgen) und Verkieselungen (z. B. Schachtelhalme) sind Stützsubstanzen der Gewächse, die desto reichlicher in den Stämmen (besonders der Land-, weniger der Wasserpflanzen) anzutreffen sind, je größere Ausdehnung der Pflanzenkörper gewann. Unter den Tieren bieten namentlich die räumlich so mächtigen Korallenstöcke ein Beispiel dafür, wie Stützsubstanzen, die hier freilich zugleich auch äußere Schutzsubstanzen abgeben, unbeschadet aufgelassenen Fortbewegungsvermögens erhalten und weitergebildet werden.

4. Aktive Bewegungsorgane

Stütz-, Binde- und Muskelsubstanz vereinigen sich, von Gefäßen durchblutet, von Nerven durchzogen und von Haut zusammengehalten, zu besonderen, meist deutlich vom Rumpf und selbst wieder in mehrere Teile abgegliederten Bewegungswerkzeugen. Durchs Tierreich zu verfolgen, in welch anpassungsgemäßer Form dies geschieht, würde die „Allgemeine Biologie" zu sehr ins Spezielle verführen; doch sei gestattet, innerhalb der Wirbeltiere einige Beispiele zu zeigen, die zugleich einige uns neue und notwendige Begriffe ableiten.

Die stammesältesten Wirbeltiere (Lanzettfischchen, Neunauge) bewegen sich, noch ähnlich den Würmern, nur durch ihre Rumpfmuskulatur, nebensächlich unterstützt durch eine Hautfalte (Flossensaum), die oberseits gleich nach dem Vorderende beginnt und ohne Unterbrechung um das Hinterende bauchwärts bis zum After streicht. Der Saum wird später in mehrere hintereinander liegende unpaare Stücke zerlegt, die After-, Schwanz- und Rückenflosse der Fische, die erste und die letzte zu abermaliger Zerlegung neigend (2 After-, 3 Rückenflossen bei den Schellfischen, zahlreiche kleine Flossenfähnchen bei Makrele und Flösselhecht usw.). Auch bei den Amphibien besitzen unfertige Jungtiere (Larven) noch den Saum; Reste davon bleiben als Schwanzsäume

und Rückenkämme der Molche — allenfalls mit zeitlichen und räumlichen Unterbrechungen und Beschränkung auf das männliche Geschlecht — lebenslänglich erhalten. Aus ähnlichen, aber früher in Abschnitte zerlegten Hautverdopplungen bilden sich die nebeneinander liegenden paarigen Gliedmaßen, Brust- und Bauchflossen der Fische. Diejenigen Knorpelfische, von denen sich der Wirbeltierstamm zu den landlebenden Amphibien, Reptilien und Warmblütern erhob, zeigen in ihren paarigen Flossen den ursprünglichen Typ des „Ichthyopterygiums", — breite, einheitlich wirkende Ruderplatten, im Inneren durch eine große Zahl länglicher Knorpelstücke gestützt, die strahlenförmig in mehreren Staffeln übereinanderstehen. Um diese Schwimmwerkzeuge in Hebelvorrichtungen zu verwandeln, die fürs Trockenleben taugen, mußte die Menge der Stücke eine Verminderung erfahren: durch Verschmelzung der einen, Verkümmerung der anderen kommt die Extremität der Landwirbeltiere (Abb. 13) zustande, deren erste Staffel (Oberarm, Oberschenkel ö) nur mehr aus einem, stärksten, Stück, deren folgende (Unterarm, Unterschenkel as) aus zwei, deren dritte (Hand-, Fußwurzel h) aus sieben bis acht, deren letzte (Phalangen: Finger, Zehen f) aus höchstens fünf Stücken besteht, die nicht mehr von gemeinsamer Haut umkleidet sind, sondern deren jedes für sich umhäutet und dadurch selbständig beweglich geworden ist. Die Einheitlichkeit der Flossenplatte, beim Schlagen des Wassers ein Vorteil, weicht der Notwendigkeit, die Teile bei ihrer schiebenden und stelzenden Tätigkeit gegeneinander abbiegen zu können; es formen sich mehr oder weniger vielseitig bewegliche Gelenke zwischen ihnen.

Nun gibt es schon unter den Fischen solche, die zeitweilig das Wasser verlassen oder auf dem Grunde des Wassers eine laufende Bewegungsweise einschlagen, die zu Vorkehrungen wie auf dem Lande zwingt; anderseits unter den „Landwirbeltieren" solche, die ins Wasser rückkehren oder außer Wasser Tätigkeiten ausüben, die dem Bewegungsprinzip unter Wasser ähnlich werden. Wenn ein Fisch auf festem Boden, sei es unter oder über Wasser, kriechen und hüpfen muß, erhöht sich die Abbiegungsfähigkeit seiner Brustflossen entweder im ganzen (Schlammspringer) oder etliche Flossenstrahlen sondern sich von der übrigen, verwachsen bleibenden Platte, werden frei und gelenkig (Knurrhahn); wenn ein Fisch sich aus dem Wasser, aber nicht auf festes Land begibt, sondern in langdauernden, flugähnlichen Sprüngen an die Luft, so bleibt die Flosse als einheitliche Platte erhalten, erfährt aber in ihren Strahlen eine bedeutende Verlängerung (Flughahn, Schwalbenfisch). — Entsprechend und teilweise umgekehrt verlaufen die Prozesse, wenn Landtiere zum Wasser- oder Luftleben und demjenigen unter lockerer Erde übergehen. Das erste ist wohl überall die Rückgewinnung der einheitlich bewegten Platte: die Umhäutung und Verwachsung der fünffingerigen Gliedmaße. Es beginnt mit kurzer Verbindungshaut zwischen den Grundgliedern der Zehen (Eisbär, Heftfuß der Stelzvögel); diese Haut bildet dann entweder

Lappensäume um jede Zehe (Tauchervögel, einige Wassermolche) oder wächst als Schwimmhaut bis zur Spitze der Zehen (Schwimm- und Ruderfuß der Wasservögel, des Bibers, des Fischotters, der Frösche, Sumpfschildkröten, Krokodile). Dabei konnten die Zehen noch frei

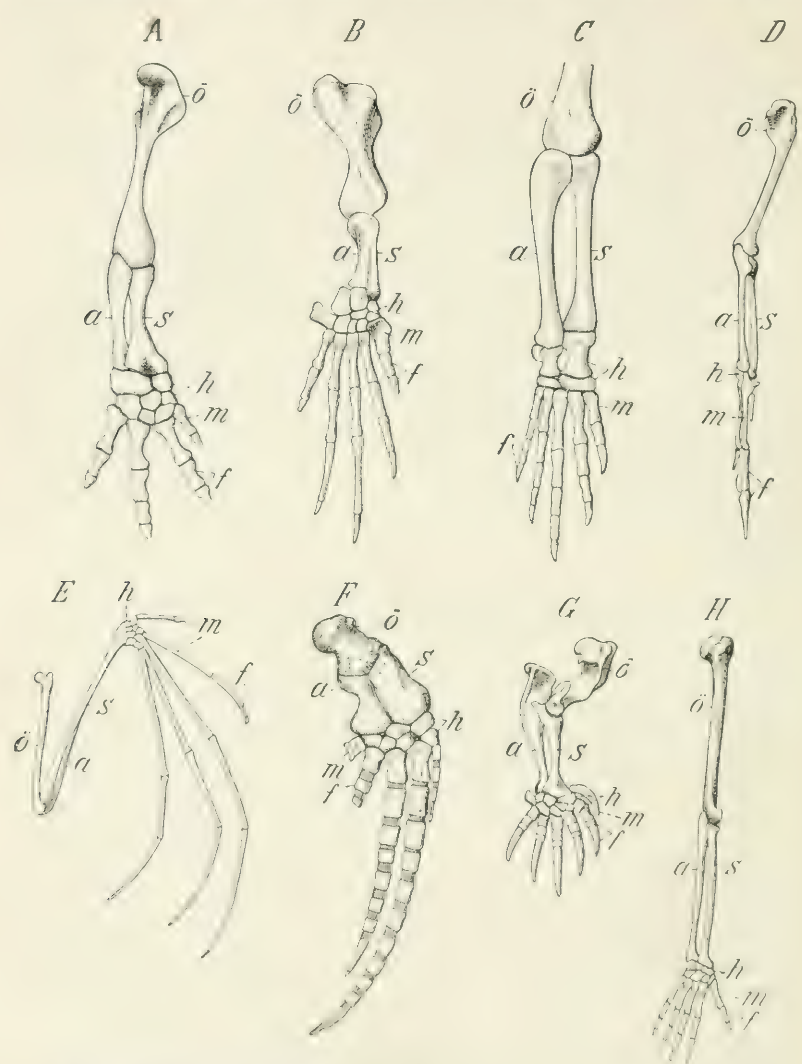


Abb. 13. **Vordergliedmaßen von Wirbeltieren:** A Feuersalamander, B Seeschildkröte, C Krokodil, D Vogel, E Fledermaus, F Wal, G Maulwurf, H Mensch. — ö Oberarm, a Elle, s Speiche, h Handwurzel, m Mittelhand, f Finger.

(Nach Leche aus Plate, Artikel „Deszendenztheorie" im Handwörterbuch der Naturwissenschaften.)

beweglich bleiben; das hört auf, sobald Bindegewebe sie stärker aneinander fesselt. Aber die Zehen konnten wenigstens noch sichtbar und einzeln bekrallt bleiben (Robben), bis endlich auch diese Spuren ehemaliger Zerteilung weichen: die Flossenfüße einer Seeschildkröte, eines Wales gleichen äußerlich Fischflossen. Erst die Skelettierung (Abb. 13, BF) zeigt, daß nicht die zahlreichen fächer- und staffelförmigen Flossenstrahlen des Ichthyopterygiums, sondern die wenigen Knochenstücke in ungefähr gleicher Zahl und Anordnung wie bei Landwirbeltieren darin vorhanden sind. Werden Gehwerkzeuge zu Flugorganen umgewandelt, so wird ebenfalls die Gliederung einzeln beweglicher Teile zugunsten einer zusammenhängenden Platte aufgegeben, die aber den Schwimmorganen gegenüber eine ungeheure Verlängerung, besonders der äußeren Partien, aufweist; auch hier ist die Zusammensetzung des Skeletts auf den fünffingerigen Typus deutlich rückführbar (Abb. 13, DE), obschon beim Flügel der heute lebenden Vögel (D) zwei Finger verschwunden, die übrigen in ihrer Gliederzahl reduziert sind. Der Jurauvogel (Archaeopteryx) besaß aber noch drei freie, vollgliedrige und bekrallte Finger. Etwas anders als bei den Vögeln mußte in Ermangelung von Federn die Luft bei den Fledermäusen (E) erobert werden: hier sind die Finger nicht nur nicht verkümmert, sondern sogar ungeheuerlich verlängert, um mächtige Spangen zu erzeugen, zwischen denen die Tragfläche der Flughaut fallschirmartig ausgespannt ist: nur der Daumen bleibt frei, um das Anklammern an Bäumen und Gemäuer zu gestatten. In prinzipiell gleicher Weise war das Flugproblem bei den Flugechsen (Pterodactylus) der Juraformation gelöst worden, jedoch mit dem zufälligen Unterschiede, daß von den Phalangen der Hand hauptsächlich der „kleine" Finger von der Verlängerung betroffen war.

Nicht nur vom Gehwerkzeug, sondern sogar von dem schon fertigen Flugwerkzeug findet Rückkehr zum Wasserleben statt. Der Flügel hat dabei einen kürzeren Anpassungsweg zurückzulegen und ist früher zur Flossenform gebracht als das Gangbein: alle Teile brauchen nur verkürzt und verbreitert zu werden (Wasseramsel, Eisvogel, Taucher, Lummen), wobei sie in etwas beschränktem Maße immer noch zum Fliegen benützbar bleiben (bei den Alken allerdings nicht mehr); ihre Vollkommenheit als Flügelflosse erreichen sie erst durch Umbildung der Befiederung zu einer Art fest anliegenden Schuppenkleides und völligem Verlust der Flugfähigkeit (Pinguin).

Die Bewegung in nachgiebiger Erde oder Sand stellt den Bewegungswerkzeugen Ansprüche, die von denen in Wasser und Luft, rein technisch genommen, nicht sehr verschieden sind. Hier wie dort muß ein Medium, dessen Partikel wenig Halt gewähren, durch häufige Schläge so weit verdichtet werden, daß für Augenblicke feste Unterlagen zustande kommen; hier wie dort kann Vorwärtskommen nicht durch Stützen vermittelt werden, die den Rumpf im Boden verankern und mit seiner Hilfe tragen, sondern durch seitliche Hebel, die ihn darüber hinweggleiten lassen. So sind die Gliedmaßen der echten Wühltiere,

wie die der Robben, seitwärts und zugleich rückwärts gewendet, so daß der Rumpf ganz niedrig zu stehen oder sogar über den Grund zu schleifen kommt: Dachs und Dachshund, Igel, Spitz- und Wühlmäuse geben Anfänge dieser unterirdischen Anpassung, die bei Säugetieren etwa als Maulwurf höchsten Grad erreicht. Unter Reptilien ist der Skink vollkommenes Untersandtier, nur hat er gegenüber anderen Echsen keine so große Wandlung erlitten wie der Maulwurf gegenüber anderen Säugern, da jene selbst bereits, wenn keine ausgesprochenen Wühltiere, so doch „Kriechtiere" sind und sich der Beine als sehr schräge bis fast horizontale Hebel, statt als vertikale Stelzen bedienen. Was den Säugern Ausnahme wird, ist eben den Reptilien Regel und umgekehrt: der Stelzengang des Chamäleons unter den Schuppen-, der minder vollkommene des Krokodils und der Landschildkröten unter den Panzerkriechtieren fallen aus dem Gesamtrahmen der „Kriechtier"klasse heraus.

Gerät der Rumpf mit dem Boden in Berührung, wie's bei Kriechtieren auf der Unterseite, bei Wühltieren ringsum der Fall zu sein pflegt, so kann alsbald wieder die Rumpfmuskulatur sich unmittelbar an der zur Fortbewegung nötigen Arbeit beteiligen: dadurch werden die Glieder entlastet und unter Verhältnissen, die dies weiter begünstigen, teilweise oder ganz außer Funktion gebracht. Nun stehen Größe und Entwicklung eines Organes in geradem Verhältnis zu seiner Beanspruchung: nicht gebrauchte Lebenswerkzeuge verkümmern. Erfordert das „Schwimmen" im Flugsand, ja auch unter lockerer Erde ohnedem schon geringe Länge der Glieder, so wird diese Kürze als Folge der Funktion noch ergänzt durch Kürzerwerden infolge zunehmender Funktionslosigkeit. Es entstehen stummelbeinige und fußlose Formen: in langsam abgestufter Reihe sehen wir sie aus Formen mit wohlentwickelten Beinen hervorgehen. Nehmen wir unter den Reptilien die gewöhnliche, schon etwas schwachbeinige Eidechse mit fünf Fingern und Zehen als Ausgangspunkt, so haben wir zunächst an Skink und Walzenechse einen weiteren Grad der Abschwächung, an der Johannesechse nur mehr winzige, doch in allen Teilen wohlerhaltene Beinchen, an Chamäsaura ebensolche in allen Graden der Verkümmerung bis zu zehenlosen Stummeln, an der Erzschleiche leicht übersehbare, doch noch dreizehige Extremitäten, an der Handwühle nur noch vierzehige Vorderbeine, bei Pygopus nur flossen-, bei der Panzerschleiche schuppenförmige Hinterbeine; Blindschleiche und Ringelechsen endlich äußerlich fußlos, jedoch mit Schulter- und Beckengürtel am Skelett; den Schlangen fehlen auch diese, mit Ausnahme der Riesenschlangen, denen griffelförmige Reste der Hinterbeine verblieben, wahrscheinlich weil sie bei der Begattung eine Rolle spielen. — Unabhängig davon hat der gleiche Vorgang bei geschwänzten Amphibien Platz gegriffen: vom Salamander mit gut ausgebildeten, vorn vier-, hinten fünfzehigen Beinen führen Übergänge zum Grottenolm mit vorn drei-, hinten zweizehigen; zum Aalmolch mit beidseits drei- bzw. zweizehigen Extremitäten; zum Armmolch, der nur Vorderbeine; zuletzt den Blindwühlen, die gar keine Beine haben.

Im Zusammenhange mit der Beinverkürzung ergibt sich die Streckung des Leibes: eine fußlose Wurmform, wie sie nahe dem Ursprung der Wirbeltiere aus wurmähnlichen Vorfahren, bei dem im Schlamm bohrenden Neunauge, anzutreffen und dort wohl ursprünglich ist, wurde auf dem Umwege über schreitende und laufende, mit Gliedern ausgestattete Tiere in kriechender und wühlender Bewegungsweise abermals erreicht.

Verfolgen wir noch den anderen Weg weiter, wo jenes Gehen und Laufen nicht zugunsten anderer Bewegungsarten aufgegeben, sondern im Gegenteil, namentlich in bezug auf Geschwindigkeit, zur Vollkommenheit ausgebildet wurde; wir verließen ihn vorläufig, als feststand, daß zweierlei Veränderungen mit der primären Fischflosse vorgehen müssen, um aus dem Schwimm- ein Gehwerkzeug zu machen: gelenkige Abgliederung und Entfernung entbehrlicher Skelettstücke. Man kann innerhalb der drei höchsten Wirbeltierklassen (der „Amniontiere": Reptilien, Vögel, Säuger) unabhängig je eine oder einige Richtungslinien unterscheiden, in denen diesbezüglich nach gleichem Prinzip neue Fortschritte erzielt werden. Dies gemeinsame Prinzip kann heißen: Vertauschung des Sohlenganges („Plantigradie") mit Zehengang („Digitigradie"). Bei den Paarhufern führt es von am Auftreten gleichbeteiligten Zehen (Flußpferd) über Formen, bei denen die zwei äußeren hochgerückt und infolge Nichtbenützung zu kleinen „Afterzehen" wurden (Schwein, Horn- und Geweihtiere), zu solchen mit nur zwei Zehen (Giraffen, Kamele). Bei Unpaarhufern von fünf annähernd gleichmäßig tragenden Zehen zu drei auftretenden und zwei verkümmerten, weiter zu ausschließlich vorhandenen dreien, noch weiter zu einer auftretenden und zwei verkümmerten, endlich zum Übrigbleiben nur dieser einzigen (Mittel-)Zehe. Das Belegmaterial wird dadurch noch übergangsreicher gemacht, daß an derselben Gliedmaße äußerste Zehe links und rechts, sonst namentlich Vorder- und Hinterbein keineswegs gleichzeitig und gleichmäßig an den Veränderungen teilnehmen, sondern z. B. fünffingerige Vorder- und dreizehige Hinterbeine, sowie Verkümmerungen der Afterhufe in ungleichem Grade vorkommen. Lebende Beispiele werden in Gestalt der verschiedenen Nashorn- und Tapirarten, das einhufige Endstadium in Gestalt der Pferde dargeboten; viel reicher ist hier das ausgestorbene Material, das in lückenloser Reihe vom fünfzehigen Phenacodus über Eo-, Oro-, Meso-, Mio-, Hypohippos und Neohipparion zu unserem Equus hinübergeleitet. Bei letzterem sind die Afterzehen (äußerlich — abgesehen von Rückschlägen! — nicht mehr sichtbar) als „Griffelbeine" des Skelettes noch angedeutet. Nicht nur Schnellauf, sondern auch Hoch- und Weitsprung bringen — dann nur an den Hinterbeinen — die gleiche Erscheinung mit sich, wie an den analogen Reihen unter den Nagern (zur Springmaus) und Beuteltieren (zum Känguruh), sowie innerhalb der Reptilienklasse an den Dinosauriern der Kreide (zum Iguanodon hin) bewiesen. Bei den Vögeln führt eine entsprechende Reihe vom vierzehigen Gangfuß (z. B.

Taube) zum vierzehigen Scharrfuß mit hoch eingelenkter, fortschreitend kleiner werdender Hinterzehe (Hühner, Kiwi), weiter zum dreizehigen Lauffuß ohne Hinterzehe (Trappe, Kasuar), endlich zum zweizehigen Strauß, wobei die seitliche Zehe offenbar in Verkürzung begriffen ist und die Hauptlast nur mehr auf der mit hufartigem Nagel versehenen Mittelzehe ruht.

Etwas anders löst sich das Problem besten Vorwärtsgehens, wenn nicht Schnelligkeit, sondern sicheres Fortschaffen einer schweren Last das Ziel ist: dann können nicht noch mehr Stücke (Stützen) entbehrt werden, als bei Umwandlung der Flosse ins Gangwerkzeug ohnedies verloren wurden; da aber die Festigkeit und Einheitlichkeit des Auftretens beim Schleppen genau so nötig ist wie beim Eilen, so werden die vollzählig erhaltenen Teile verschmolzen, und es entsteht ein „Klumpfuß" (Landschildkröten).

Im Zusammenhange mit der Zehenreduktion bei der Schnellaufanpassung ergibt sich Stärkung der übrigbleibenden und desto mehr beanspruchten Teile. Es ist ein ander Ding, ob, wie bei Außerbetriebsetzung ganzer Gliedmaßen bei Wühltieren, Verkürzungen und Verkümmerungen eintreten; oder ob der Betrieb zugunsten notwendigster Teile zentralisiert wird, wobei ebenfalls einzelne andere Teile der Rückbildung verfallen, das Ganze aber gestärkt und in erhöhter Bedeutung aus dem Kampf der Organe hervorgeht. Fortschreiten der Verkümmerung, also Rückschreiten des ganzen Körperteils, führt im ersten Falle zum relativ vorübergehenden Bestand „rudimentärer Organe", wofür unser Blinddarm und Steißbein, die Brustdrüsen männlicher Säuger, Augen der Höhlentiere und Innenschmarotzer, verkümmerte Staubblätter (z. B. beim Salbei), weitere, außerhalb der Bewegungsmittel gelegene Beispiele sind. Verkürzung einzelner Teile zugunsten anderer aber ergibt das Phänomen der „vikariierenden Organe", wo die Gesamtfunktion nicht abnimmt, sondern eher erhöht wird, aber manche Teile für andere, zurückbleibende stellvertretend einspringen. Auch außerhalb des Bewegungsvermögens bleibt es Tatsache, daß niemals mehrere Fähigkeiten (und ausübende Organe) in gleicher Vollkommenheit vorrätig sein können: Vielseitigkeit führt zur Verflachung, Einseitigkeit, wofern die Tauglichkeit fürs übrige und der Zusammenschluß damit nicht ganz verloren geht, führt zum Gipfel des Könnens. Ein Ausdruck dieses Vikariierens ist es, wenn Zell seine von Oken begründete Unterscheidung in „Augen-" und „Nasentiere" treffen konnte; bleiben wir aber im Rahmen vorliegenden Kapitels, so ließe sich ausführlich zeigen, wie zwei Bewegungsarten nie konkurrenzlos nebeneinander bestehen. Unter den Vögeln z. B. sind die besten Flieger (Schwalben, Segler, Sturmvögel) am schlechtesten auf festem Boden, die besten Läufer (Steißhühner, Strauße) schlecht oder gar nicht in der Luft zu Hause; mittlere Flug- und Lauffähigkeit (Steppenhühner zugunsten der ersteren, Feldhühner der letzteren) bringt nach keiner Seite hin zu großer Fertigkeit empor.

Noch etwas Allgemeines lehrt die eben abgeschlossene Betrachtung über Bewegungsorgane: wir sehen ein und dieselbe Einrichtung mitten in verschiedensten, nicht nahe stammesverwandten Gruppen auftreten, wo sie infolge ähnlicher Lebensweise selbständig entstanden sein muß und zu Ähnlichkeiten im Bau geführt hat: z. B. Flugorgane bei Fledermaus, Vogel, Insekt; Schwimmwerkzeug bei Seehund, Schildkröte, Fisch; Grabwerkzeuge bei Maulwurf und Maulwurfsgrille; Rollschwänze bei Brüllaffe, Wickelbär und Chamäleon; Wurmgestalten bei Schleichen, Schlangen, Aalen usw. Man nennt derartige Fälle, wo durch gleiche Verrichtung Gleichwerden (gegenseitiges Annähern, Zusammenlaufen, „Konvergieren") anfänglich sehr verschiedener Formen zustande kommt, „konvergente Anpassungen" oder kurz Konvergenzen. In vielen davon ist es wenigstens tatsächlich dasselbe Organ, das, oft über wiederholte Umgestaltung hinweg, zu gleichem Gebrauche herangezogen wurde und zu ähnlicher Gestalt konvergiert hat: Fledermaus- und Vogelflügel, Wal- und Fischflosse; in anderen Fällen aber geht die formell ähnliche, funktionell gleiche Bildung entwicklungsgeschichtlich auf ganz verschiedenen Ursprung zurück: Vogel- und Insektenflügel. Organe von identischer embryonaler Abstammung, mögen sie später gleiche Funktion und damit gleiches Aussehen behalten oder nicht, heißen „homologe Organe", z. B. die einander entsprechenden Gliedmaßen aller Wirbeltiere; Organe von ungleicher embryonaler Herkunft, die später einer identischen Aufgabe gerecht werden, heißen „analoge Organe", z. B. die aktiven Gehwerkzeuge („Beine") der Wirbeltiere auf der einen, der Gliedertiere auf der anderen Seite. Homologe und analoge Organe, ebenso wie rudimentäre und vikariierende, sind natürlich auch außerhalb des Bewegungsapparates zu finden und daher, als notwendige Begleiterscheinung der Stammesgeschichte und Anpassung, im Pflanzenreich ebenso verbreitet wie im Tierreiche.

5. Passive Bewegungsorgane

Ähnlich wie die aktiv bewegliche Substanz, das „Fleisch" (Muskelgewebe) von passiv bewegten Teilen, den Knochen, Knorpeln und Sehnen (Bindegewebe) unterstützt wird, so stehen den bewegungstätigen Werkzeugen (Gliedmaßen) Hilfsorgane gegenüber, die bei der Bewegung nicht selbst mitwirken, aber trotzdem für sie wertvoll sind.

Wir nannten bereits die strahlig ausgebreiteten Plasmafäden der Hochseewurzelfüßler (S. 73) als Schwebevorrichtungen; sie werden noch gefördert durch Öl- und Fetteinschlüsse, Gasvakuolen, Gallerthüllen, lufthaltige Gehäusekammern und verbreiterte Tragflächen der hervorstehenden Skelettnadeln; durch all diese Mittel wird das Eigengewicht des Körpers verringert und mittelbar das Untersinken verhindert. Es ist merkwürdig und zeugt für das Ökonomieprinzip der Natur, daß diese Aufzählung die Einrichtungen eigentlich bereits erschöpft, die auch bei weit höheren Tier- und Pflanzengruppen in passiver Weise die Be-

wegung oder das Schwimmen erleichtern. Was zunächst die Verwendung von Fetten und Ölen betrifft, so wiederholt sie sich z. B. bei den Robben und Walen als Speckschichte unter der Haut, die den Rumpf leicht schwimmend und nebenbei warm erhält; ferner als äußere Einfettung bei allen Wassersäugetieren und Wasservögeln. Betrachten wir dann die Gaseinschlüsse, so treffen wir solche in den Luftblasen der Röhrenquallen, den Tracheenblasen der Büschelmücke (Corethra), den starken, gasometerförmigen Erweiterungen der Tracheenäste bei fliegenden Insekten, der Schwimmblase bei Fischen. Letztere, bei den übrigen Wirbeltieren zur Lunge umgestaltet, behält oder gewinnt doch zuweilen neben ihrer neuen Aufgabe als Atemapparat ihre Bedeutung als hydro- und aerostatischer Apparat zurück: bei jungen Amphibienlarven funktioniert sie noch regelrecht als Schwimmblase; den Wasserschlangen und Walen ist sie, ungeheuer ausgedehnt, ein Luftreservoir, das ihnen erlaubt, lange unter Wasser auszuharren. Bei den Vögeln erweitern sich mehrere Luftröhrenäste (Bronchien) mit dünner, bindegewebiger, sehr elastischer Haut weit über den eigentlichen Lungenbereich hinaus und bilden „Luftkissen", die in gefülltem Zustande den Flug ungemein erleichtern. Die Röhrenknochen der Vögel sind nicht, wie die der Säuger, mit Mark erfüllt, sondern hohl: je ein Luftkissen links und rechts ragt ins Oberarmbein, kleidet seine Höhlung aus und ermöglicht so, daß es von der Lunge her mit Luft vollgepumpt werde („pneumatische Knochen"). — In Foraminiferenschalen bewohnt das Tier stets nur die zuletzt angebaute Kammer, die älteren, kleineren Kammern erleichtern, lufterfüllt, das Schwimmen; ganz ähnlich bei einer weit höheren Gruppe, den Kopffüßlern: das Perlboot (Nautilus) sitzt in der letzten, größten Kammer seines spiraligen Gehäuses; zieht es sich aber ganz ins Innere zurück, so entweicht die Luft, und das Tier sinkt wie ein Stein zu Boden. Im Gewächsreiche dienen lufthaltige Zellzwischenräume dazu, die Pflanze im Gleichgewichte zu erhalten, besonders bei schwimmenden (z. B. Wasserhyazinthe, Pontederia crassipes, mit lufthaltigen Stengeln) und flutenden Pflanzen (z. B. Beerentang Sargassum, Blasentang Fucus; Blütenpflanzen Jussiaea und Taxodium distichum mit lufthaltigen Wurzeln). Eine luftführende Faserschichte der Fruchtwand befähigt die Kokosnuß, im Meere zu schwimmen, bis sie von den Wogen an den Strand geworfen wird.

Halten wir Umschau nach Gallertmassen, die in passiver Weise Bewegung vermitteln oder doch das Untersinken verhindern, so finden wir sie vor allem bei den koloniebildenden Radiolarien und Flagellaten, deren Einzelindividuen in einer gemeinsamen Gallerthülle liegen; ferner als Schirmkappe der Medusen und als Gallertschichte der Froscheier. — Am mannigfaltigsten aber sind passive Bewegungsmittel in Form von Tragflächen ausgebildet worden, namentlich an Planktonwesen tierischen wie pflanzlichen Ursprungs in geradezu abenteuerlichen Gestalten. Es gibt sozusagen keinen äußeren Körperteil, der hier nicht in verschwenderischer Weise herangezogen worden wäre: unter anderen sind

es besonders die kleinen Krebse und deren Larven, die so ausgestattet sind (Abb. 14), — in einem Ausmaß, das fast ein Wiedererkennen un-

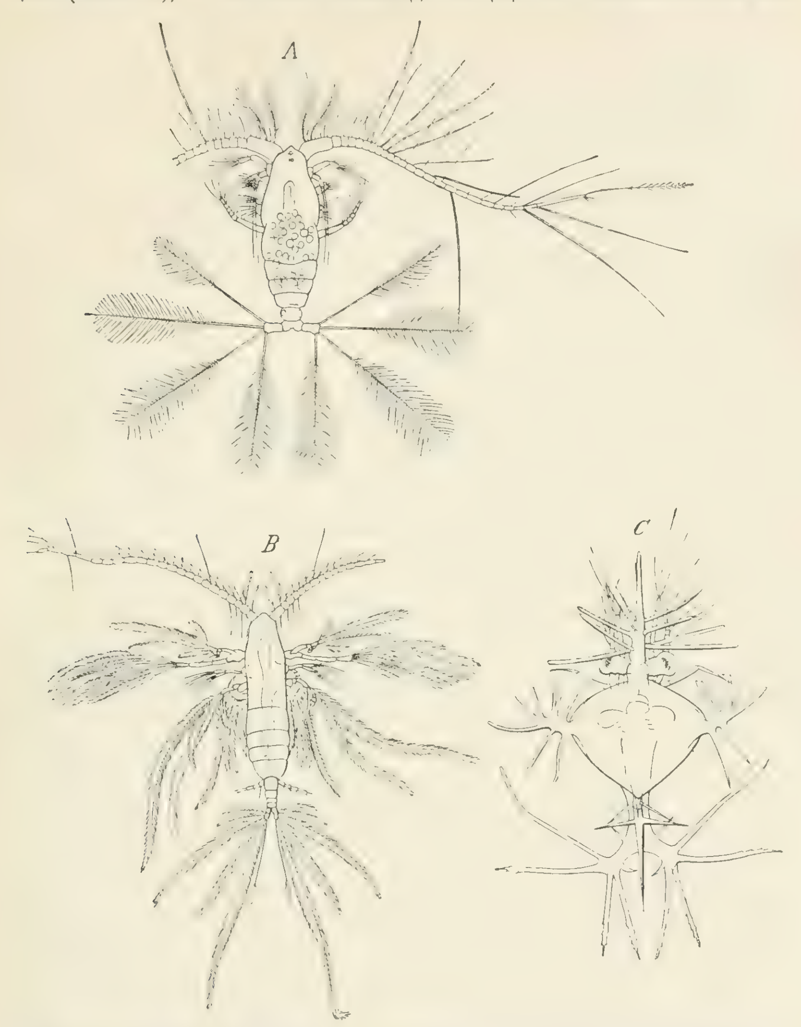


Abb. 14. Flächenvergrößerung bei schwebenden („Plankton-") Krebschen: A der Hüpferling Calocalanus pavo, B der Hüpferling Augaptilus filigerus, C Elaphocaris-Larve eines höheren Krebses.
(Nach Hesse-Doflein.)

möglich macht. Bald sind es die Fühler, bald die Beine, Schwanzanhänge und bald besondere Schalenauswüchse, die, kolossal verlängert, gelappt, gefranst, gefiedert, aktiven Bewegungswerkzeugen kaum noch Arbeit zu zielbewußter Fortbewegung übrig lassen. Bei Lufttieren sind

passive Tragflächen durch leicht, locker und breit gebaute Oberhautprodukte (z. B. Federn) oder durch verbreiterte Flächen der Haut selbst („Flug-", richtiger Fallhäute) eingerichtet: zwischen Vorder- und Hintergliedmaßen bei einigen Säugetieren (Flugmaki, Flughörnchen) und Reptilien (Flugdrache). Beim Drachen beteiligen sich die wie bei allen Eidechsen fürs Sonnen spreizbaren, hier aber sehr verlängerten Rippen daran; also innere Skelettstücke, was auch bei den Flugfröschen zutrifft, wo der Fallschirm von den verlängerten Fingern und Zehen mit dazwischen befindlichen, enorm vergrößerten „Schwimmhäuten" geliefert wird.

In der Pflanzenwelt sind die passiven Flugeinrichtungen der Früchte hierher zu rechnen: entweder Haare wie bei Kuhschelle, Löwenzahn, Pappel, Weide und Baumwollstaude oder flügelartige Platten wie bei Ahorn, Ulme, Esche, Birke, Linde und Kiefer. An den Sporen des Schachtelhalmes befinden sich zwei einander kreuzende Bänder (Schleudern), die sich bei feuchtem Wetter spiralig einrollen, bei trockenem weit abstehen und dann einen Schwebeapparat bilden. Den passiven Bewegungsorganen der Pflanzen könnte man hier gleich noch die Schleudervorrichtungen anreihen, die es erlauben, Samen aus Kapseln, Bälgen, Hülsen und Schoten, Sporen aus Sporenbehältern weithin auszustreuen, manchmal geradezu fortzuschießen: Beispiele dafür sind Springkraut, Spritzgurke, Storchschnabel unter den Blütenpflanzen, der Hutschleuderer unter den Schimmelpilzen.

Selbst gegen Einsinken in Sand, Schnee und Morast sind Vorkehrungen getroffen, die dem technischen Prinzip nach den „Tragflächen" der Planktonwesen angegliedert werden können. Am schönsten zeigen es die gefransten Finger gewisser Wüstenechsen (z. B. Acanthodactylus), die Verlängerung der Zehen bei Sumpfvögeln, besonders beim Rohrhuhn, und die Verbreiterung der Hufe bei Renntier und Dromedar. In einigem Gegensatze dazu stehen Vorrichtungen, die zum Anheften an harten, glatten Flächen dienen und das Abgleiten verhindern: hier wird man sich an die Haftscheiben der Geckos (nächtlicher Eidechsen) und Insekten (z. B. Stubenfliege), an die Zehenballen des Laubfrosches, Saugnäpfe der Blutegel, Kraken und Tintenfische erinnern. Unter den Fischen besitzt der Schiffshalter eine Saugscheibe, die sich von den Nasenlöchern bis zum Vorderrücken erstreckt; bei den Scheibenbäuchen ist eine solche aus den Bauchflossen, bei den Schildbäuchen unter Beteiligung der Bauchflossen aus Wucherungen der Rabenbeine hervorgegangen. — Bietet die feste Unterlage keine glatten Flächen, sondern Rauhigkeiten und Vorsprünge, so werden die Haft- durch Klammer- und Greifapparate ersetzt. Man kann dies am besten durch Vergleich zweier Formen ersehen, die beide derselben Gruppe angehören, von denen aber die eine z. B. wüsten-, die andere felsenbewohnend ist, — oder von denen die eine auf dem Stamm, die andere auf Zweigen und Ästen der Bäume klettert. Das Kamel als „Schiff der Wüste" besitzt eine breite, schwielige Sohle, die seine beiden Zehen miteinander zu einer einheitlichen Tragfläche verbindet; das Lama als Bergkamel dagegen

besitzt getrennte, scharf behufte Zehen, die zum Einklemmen der Felskanten taugen. Der Unterschied zwischen Baumstamm- und Baumzweigbewegung spricht sich in der Fußausstattung der Haftzeher oder Geckonen einerseits, der Chamäleons anderseits aus: dieses hat Klammerfüße, deren Zehen in zwei einander gegenüberstellbaren Partien zu zwei und drei miteinander verwachsen sind, wodurch eine sehr präzis arbeitende Greifzange zustande kommt. In konvergenter Weise sind die Füße der Papageien gebaut; doch gehören all diese Bildungen, bei denen uns vor allem noch die Greiffüße und Hände der Affen, sowie unsere eigene menschliche Hand in den Sinn kommen müssen, nicht mehr ins Gebiet der „passiven", sondern infolge ihrer Muskelversorgung und willkürlichen Tätigkeit durchaus ins Gebiet der „aktiven" Bewegungsorgane. Passiv insoferne, als sie ihre stützende und aufrichtende Tätigkeit nicht durch Bewegung, sondern durch Wachstum vollbringen, sind die windenden, rankenden und haftenden Pflanzenstengel bei Kletter- und Schlinggewächsen zu nennen: beim „Winden" wächst der Hauptstengel selbst schraubig um eine Stütze herum (z. B. Bohne, Windling, Kleeseide); beim „Ranken" besorgt er dies durch eigene Seitenstengel oder Blattstiele (z. B. Weinrebe); zum „Haften" endlich dient eine besondere Sorte von Nebenwurzeln.

6. Funktionswechsel, Symmetrie

Noch zwei allgemeine Anregungen müssen wir aus dem Kapitel „Bewegbarkeit" mitnehmen: in seinem Verlaufe ist mehrmals aufmerksam gemacht worden, daß einem Organ in späterer Epoche seiner Stammesentwicklung andere Aufgaben zuteil werden können, als die ursprünglich von ihm erfüllten. Dieser „Funktionswechsel" widerlegt am besten den Einwand, den die Gegner der Abstammungslehre gerne vorbringen: Flügel oder andere, zweckmäßig spezialisierte Organe müßten auf einmal dagewesen, könnten nicht allmählich geworden sein; denn erste Ansätze dazu können noch nichts getaugt haben und sollten deshalb nach der eigenen Theorie vom Schauplatz des Daseinskampfes wieder verschwunden sein. Ein ganzer Arm, der in der Luft rudernde Bewegungen ausführt, seinen Träger dadurch in die Lage versetzt, aufrecht unter alleiniger Benützung der Beine zu gehen; dann im Maße, als sich die Tragfläche der Arme verbreitert, ihm erlaubt, immer weitere Sprünge auszuführen, auf immer längere Strecken hin festen Boden unter den Füßen überhaupt entbehren zu können: ein solches Organ ist freilich trotz tiefgreifendster Umgestaltung schon vom Beginne weit mehr als ein bloßer „Ansatz", es ist ein *vollgültiges Werkzeug*, das in jeder *Etappe seiner Veränderung besonderen Zwecken dienstbar bleibt* und niemals eine Übergangszeit erleidet, in der es weniger brauchbar wäre.

Und weiter: die funktionelle Ausgestaltung einer Bewegungsfähigkeit ist kein örtlich abgegrenzter Prozeß, sondern beeinflußt, sei das an-

zupassende Organ noch so klein, mittelbar den Gesamtkörper. Im Bereich der Bewegung können wir diesen Satz am besten dadurch überprüfen, daß wir unser Augenmerk auf die Symmetrieverhältnisse des Tier- und Pflanzenleibes richten, die sich stets in enger Abhängigkeit von der Art der Bewegung (und der des Wachstums) befinden. Symmetrie ist eine bauliche Eigenschaft der Lebewesen, nach zwei oder mehreren Seiten hin spiegelbildlich gleiche Teile zu entfalten. Das Tier mit häufigem und schnellem Ortswechsel ist der Hauptsache nach zweiseitig (bilateral) symmetrisch, wobei paarige Teile gleichweit von der Mittelebene entfernt (z. B. unsere Augen), unpaare in der Mittellinie gelegen sind (z. B. unser Mund), so daß sie von der Symmetrieebene in spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt würden. Ein Vierfüßler kann diesbezüglich passend mit einem vierrädrigen, zweispännigen Wagen verglichen werden, zu dessen ungehemmter Fortbewegung auch gleichmäßige Belastung erforderlich ist; der Vogel eher mit einem von zwei Rudern bewegten Kahn, der bei Gefahr der Fahrtverzögerung, ja des Kippens ebenfalls nirgends ein erhebliches Übergewicht haben darf. Diese Parallelen machen ohne weiteres verständlich, inwieferne die Symmetrie fürs Bewegungsvermögen von Bedeutung ist. Kleinere Störungen der Symmetrie stehen im Dienste zweckmäßiger Organunterbringung (z. B. Leber mehr rechts, Herzspitze etwas nach links verschoben); größere Asymmetrien aber sind stets durch besondere Bewegungs-(oder Wachstums-)erfordernisse bedingt.

Die Flachfische (Scholle, Flunder, Seezunge) liegen mit einer (bei den meisten Arten der linken) Körperseite dem Sandboden auf; diese Flanke verliert ihren Farbstoff und wird zur „funktionellen Unterseite", die andere (meist rechte) zur „funktionellen Oberseite". Das linke Auge wandert dabei, getragen von entsprechender Verschiebung der Gesichtsknochen, auf die nach oben gekehrte Seite hinüber. Die junge Brut der Flachfische ist noch seitlich symmetrisch und schwimmt aufrecht, bald aber legen sich die Fischchen auf die Seite, wie es andere nur sterbend tun, und es vollziehen sich die beschriebenen Wachstumsveränderungen. Nun ist eine Form entstanden, äußerlich kaum verschieden von derjenigen, wie sie andere Grundfische (z. B. Flußgroppe, Angler, Rochen) ohne Symmetriestörung erreicht haben; bei ihnen hat sich die seitlich zusammengedrückte Gestalt des Freiwasserfisches (z. B. Flußbarsch, Karpfen) zuerst in eine mehr walzige (z. B. Kaulbarsch, Gründling), zuletzt in eine von oben nach unten abgeplattete verwandelt, wobei die Augen, statt seitwärts, nach oben zu liegen kommen und nahe aneinanderrücken. Bei den Flachfischen ist der abweichende Entwicklungsgang wahrscheinlich anfangs durch die Notwendigkeit entstanden, sich an ganz seichten Sandküsten umzulegen, damit der hohe Rücken nicht aus dem Wasser gerät. — Ein anderes Beispiel bieten die ungleichscherigen Krebse (z. B. Hummer): die dicke Knotenschere wird zum Aufknacken von Schaltieren, die schmale Zähnchenschere zum Herausziehen des Fleisches aus den klaffenden Sprüngen benutzt; die Winkerkrabbe, wo das Männchen eine

Schere monströs vergrößert aufweist, bedient sich ihrer zum Abschließen des Strandloches, worin es mit seinem Weibchen haust.

Eine ganz andere als zweiseitige Symmetrie zeigen die festgewachsenen Formen: durchaus geläufig ist der strahlige Bau einer Blüte, z. B. Anemone, der auch von vielen Blütenständen, z. B. den Köpfchen der Artischocke, Kuhblume, Distel, Klette usw. festgehalten wird. Störung dieser radiären und ihr Übergang zur Bilateralsymmetrie (Lippen-, Rachenblütler, Orchideen) gehorchen den Anforderungen irgendeiner spezialisierten Wechselbestäubung (vgl. Kapitel VIII, „Vermehrung"). Es ist nun aber höchst bemerkenswert, zu sehen, wie festsitzende Tierformen gleichfalls zur Radiärsymmetrie hinneigen, wobei also nach mehr als zwei Richtungen gleiche Teile entwickelt werden. Daher stammt ja die Blumenähnlichkeit, die sich schon in Namen wie Seerose, Seenelke, Seeanemone (Aktinien, Blumenpolypen, S. 275, Abb. 76), Seetulpe (rankenfüßige Krebse) und Seelilie (Haarsterne) ausdrücken. Wenn freibewegliche Formen uns einen Strahlenbau zeigen, so ist es gewiß deshalb, weil sie von festsitzenden Formen abstammen: so die Quallen von Polypen (vgl. S. 236, Generationswechsel); und im Kreise der Stachelhäuter sind die zuvor erwähnten Seelilien wohl die altertümlichste Gruppe, von denen wir die heutigen, in ihrer Jugend noch an einem Stiel im Grund verankerten Haarsterne, sowie in weiterer Folge die Seesterne und Seeigel ableiten dürfen. Hier macht sich denn auch bereits die Rückkehr zur Bilateralform (z. B. Herzigel) bemerkbar, die in der Klasse der Seewalzen (S. 275, Abb. 76) beinahe wieder vollendet ist.

Literatur über Bewegbarkeit:

Biedermann, W., „Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen". In Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. Jena, G. Fischer, 1914.

Du Bois-Reymond, „Physiologie der Bewegung". In Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. Jena, G. Fischer, 1914.

Brehms Tierleben, 4. Aufl., herausg. von O. zur Straßen. Leipzig und Wien, Bibliographisches Institut, 1914.

Dohrn, A., „Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels". Leipzig, W. Engelmann, 1875.

Pettigrew, J. B., „Die Ortsbewegung der Tiere". Leipzig, F. A. Brockhaus, 1875.

Vöchting, H., „Die Bewegungen der Früchte und Blüten". Bonn, M. Cohen, 1882.

(Vgl. auch die Schriften von Loeb, Pringsheim, Radl und Verworn im Literaturverzeichnis zum vorangehenden Kapitel über „Reizbarkeit".)

V. Stoffwechsel (Metabolismus)

1. Ernährung (Nutrition)

a) Die Ernährung der Urwesen

Wir kennen aus dem Kapitel „Leben und Tod“ (S. 46) die Nahrungsaufnahme der Amöbe, die mit Hilfe ihrer Scheinfüßchen Nahrungspartikel umfließt oder umwallt, einstülpt oder einsaugt (Abb. 15).

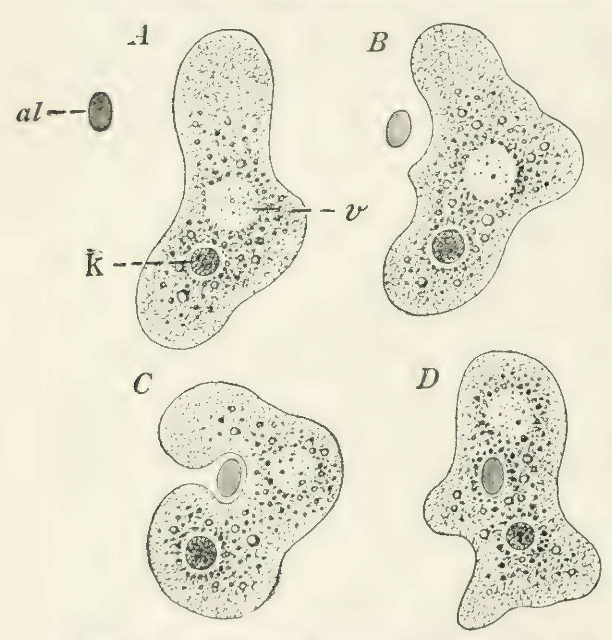


Abb. 15. Amöbe, eine Algenzelle (al) fressend, in vier aufeinanderfolgenden Stadien (A—D) des Nahrungserwerbes („Zirkumvallation“). k Kern, v pulsierende Vakuole.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen“.)

Wurzelfüßler, deren Scheinfüßchen nicht lappen-, sondern strahlenförmig sind, bewirken an der Stelle, wo die Strahlen mit einem Nahrungskörper in Berührung geraten, deren Zusammenfließen; diese dicke, den Bissen einschließende Stelle wandert dann dem Zentrum zu, um sich schließlich mit dem Zellinneren zu vereinigen. Kann dies bei Wurzelfüßlern an jeder Stelle der Zelloberfläche geschehen, ebenso die Entleerung unverdaulicher Reste, so sind bei formbeständigen Urtieren (Infusorien — S.73, Abb.11) mindestens für die Einfuhr (Zellmund), zuweilen auch für die Ausfuhr (Zellafter) besondere Pforten geschaffen. Und gleichwie hier, wo keine Scheinfüßchenbildung mehr möglich ist, ortsbeständige Wimpern oder Geißeln die Bewegung übernehmen, so auch die Nahrungsvermittlung: stets wird der Zellmund von besonders zahlreichen kräftigen Wimpern umstanden, bisweilen so dicht, daß man einen ununterbrochenen zitternden Saum (eine „undulierende

Membran") zu sehen glaubt. Die Wimpern schlagen einwärts und erzeugen so einen Strom, der leichte, schwimmende Teilchen von genügender Kleinheit in den Trichter des Zellenmundes (Zellschlund) hineinreißt. Das geschieht zunächst sogar unabhängig davon, ob die Teilchen genießbar sind oder nicht; beispielsweise hat man, um den Prozeß recht deutlich verfolgen zu können, Infusorien mit Tusche- oder Karminkörnchen „gefüttert". Nach einiger Zeit lernt dann allerdings das Urtierchen solche Einfuhrartikel verschmähen, indem es seine Wimperbewegung umkehrt und nunmehr nach außen schlägt, wodurch ein Strom entsteht, der die mißliebigen Objekte wegschwemmt. Aufgenommene Partikel sieht man in den von ihnen selbst nebst mitgerissenem Wasser eingenommenen Hohlräumen (Nahrungsvakuolen) der Plasmaströmung folgen, die sie allmählich mit allen Schichten der Zellsubstanz in Berührung bringt; unter ihrem zersetzenden Einfluß wandeln sich die Nahrungs- in Kotvakuolen, die nur noch Unverdauliches enthalten. Bestand die Nahrung aus Algen, so nimmt man die Veränderung an der Verfärbung — Nahrungsvakuole grün, Kotvakuole braun — deutlich wahr. Kommt eine Kotvakuole, worin jedenfalls auch Gasentwicklung stattfand, der Oberfläche nahe, so platzt sie, offenbar weil auf der nach außen gekehrten Seite das Gas den Überdruck erlangte, und entleert ihren nicht weiter brauchbaren Inhalt nach außen; bei manchen Arten (Pantoffeltierchen) geschieht dies anscheinend noch an beliebiger Stelle, bei anderen (Muschel- und Trompetertierchen) durch eine bestimmt gelagerte Auswurfsöffnung.

Andere Klassen formbeständiger Urtiere (Gregarinen) und Urpflanzen (Schizophyten) besitzen weder Scheinfüßchen noch eine Mundöffnung und ernähren sich auf endosmotischem Wege, d. h. die Nahrungsstoffe treten in flüssig-gelöster Form durch die Zellwand ins Innere der Zelle ein. Bei den Geißelträgern (Flagellaten — S. 74, Abb. 12), diesen wahrsten Mittelgliedern zwischen Tier und Pflanze, gibt es einerseits Arten mit endosmotischer Ernährung, anderseits solche mit Mundöffnung oder doch stabiler, einsaugender Nahrungsvakuole, die durch eine hierfür bestimmte Geißel bedient wird, und überdies solche, die beide Ernährungsarten vereinigen (z. B. Anisonema). Enthalten solche Formen zugleich grüne Körnchen, die aus Chlorophyll bestehen, so sind sie nebstbei imstande, Kohlensäure unter Benützung des Lichtes als Energiequelle in Sauerstoff und Kohlenstoff zu zerlegen, um letzteren zum Aufbau ihrer Lebensmoleküle zu verwenden, — zeigen also dann das Hauptmerkmal der Pflanzenassimilation.

Manche Bakterien sind in anderer Weise unabhängig von der Aufnahme fester und organischer Nahrung: sie bedürfen durchaus nicht des Blattgrüns zur Kohlensäurespaltung, sondern entweder ist es durch einen anderen Farbstoff ersetzt, wie bei den Purpurbakterien, — und dann kann aus Gründen, die nach Lektüre des folgenden Abschnittes verständlich klingen werden, ebenfalls das Sonnenlicht als Energiequelle dienen; oder nicht einmal das ist notwendig, und die zur

Kohlenstoffgewinnung aus Kohlensäure nötige Energie wird durch Bindung ihres Sauerstoffs an andere Elemente, wie Schwefel, Stickstoff usw., gewonnen. Die Schwefelbakterien spalten aus dem für Organismen sonst giftigen Schwefelwasserstoff den Schwefel ab und holen aus seiner Oxydation zu Schwefelsäure die Kraft her, um ihre körpereigenen Stoffe daraus zu bauen; die Eisenbakterien verarbeiten in analoger Weise das Eisen. Die Knöllchenbakterien (Pseudomonas radicicola) in den Wurzeln der Hülsenfrüchtler und die eigentlichen Stickstoffbakterien (Azotobacter, Clostridium) frei im Erdboden haben die Fähigkeit, den in der Atmosphäre enthaltenen Stickstoff unmittelbar als Nahrung zu verwerten, während sämtliche übrigen Erdenbewohner ihn nur mittelbar aus stickstoffhaltigen Verbindungen aufzunehmen vermögen. Immerhin sind diese Verbindungen bei den Nitromonaden, die hierzu nur des Ammoniaks bedürfen und es zu salpetriger Säure oxydieren, und bei anderen Nitrifikationsbakterien, welche die von jenen gelieferte salpetrige Säure übernehmen und weiter zu Salpetersäure oxydieren, noch anorganisch und recht einfach. Die Nitromonaden verhalten sich zu den echten Stickstoffbakterien reziprok: bei letzteren Oxydation des Kohlenstoffs und infolgedessen Assimilation des Stickstoffs, bei ersteren Oxydation des Stickstoffs und infolgedessen Assimilation des Kohlenstoffs. Während Stickstoff- und Nitrifikationsbakterien anorganischen Stickstoff an die belebte Welt binden, geben umgekehrt die Salpeterfresser den durch Spaltung von Salpeter frei werdenden Stickstoff der Atmosphäre und damit der unbelebten Welt zurück.

b) Die Ernährung der Pflanzen

Den Tieren ist die Fähigkeit, sich in solcher Weise einfache Stoffe anzueignen, die sonst der unbelebten Natur zugehören und erst von ihnen in belebte Verbindungen umgewandelt werden müßten, anscheinend fast vollständig abhanden gekommen; den Pflanzen dagegen ist sie hinsichtlich dreier unorganischer Stoffe in weitgehendem Maße erhalten geblieben: des Kohlendioxydes (Kohlensäure), der Stickstoffverbindungen und des Wassers samt darin gelösten obligaten oder fakultativen Elementen, den Kalk-, Kalium- und Natriumsalzen, denen des Schwefels, Phosphors und Eisens. Nur die Salze werden auch von den Tieren direkt aufgenommen, ohne aber für ihre Ernährung auszureichen.

Die Kohlensäure wird von Landpflanzen der Luft, von Wasserpflanzen dem Wasser, worin sie gelöst ist, entnommen. Sie diffundiert ins Innere der Zellen und weiter ins Innere der Blattgrünkörner. In diesen geschieht die Spaltung, vermöge deren jedes Kohlensäuremolekül in zwei Atome Sauerstoff und ein Atom Kohlenstoff zerlegt wird. Letzterer bleibt in der Pflanze und findet zunächst zur Erzeugung von Stärke (als erstes, leicht nachweisbares Produkt) Verwendung: in assimilierenden Chlorophyllkörnchen sieht man alsbald winzige Stärkekörnchen auftreten. Der Sauerstoff aber ist dann frei und wird, soweit er nicht

gleich wieder zur Atmung verbraucht wird (S. 111), ausgeschieden. Die Kohlensäurespaltung und Stärkebereitung kann nur bei Tage stattfinden, solange die grünen (chlorophyllhältigen) Pflanzenteile von direktem oder diffusem Sonnenlichte in genügender Menge getroffen werden. Umhüllt man ein Blatt mit schwarzem Papier, worin man das Wort „Stärke" ausgeschnitten hat, so findet man nach Lichterposition nur im Bereiche dieser Buchstaben die Blattgrünkörnchen mit ihren Stärkeeinschlüssen vor. Taucht man das (zuvor in Alkohol abgetötete) Blatt in eine Jodlösung, so kann man diese Verteilung an der schwarzblauen Farbe der ausgestanzten Buchstaben (bekannte Stärkereaktion auf Jod) schon mit unbewaffnetem Auge ersehen. — Die Stärke wird sodann in andere, auch in chlorophyllfreie Pflanzenteile (z. B. Wurzeln, unterirdische Stengel, Samen) abtransportiert und als Nahrung verbraucht; dabei kann sie nicht die feste Körnchenform bewahren, sondern muß, um die Zellwände exosmotisch passieren zu können, flüssig gelöst und zu diesem Zwecke vorübergehend in Traubenzucker überführt werden, woraus dann farblose Stärkebildner, die in der Pflanze überall vorkommen, die Stärke wiederherstellen. Besonders reichlich geschieht dies an Orten, wo die Pflanze Reserven für Zeiten des Nahrungsmangels (Winter, Dürreperioden) ansammelt: in den verschiedensten Dauerorganen, als Wurzel- und Stengelknollen, Wurzelstöcken, Zwiebeln, oberirdischen Stämmen, Brutknospen und Samen. Der Nährlösungstransport geschieht in den Geweben, wo Zelle an Zelle liegt, auf osmotischem Wege durch die Membranen; mit größerer Geschwindigkeit aber in den — nur höheren Pflanzen eigentümlichen — Gefäßen (Siebröhren), durch Strömungen, die den Gesetzen der Druckverteilung in feinsten Röhrchen (Kapillarität) gehorchen.

Das W a s s e r samt darin enthaltenen Nährsalzen wird von der Landpflanze als Grundwasser — von den Farnen an aufwärts meist mit Hilfe besonderer Saugorgane, der Wurzelhaare — dem Boden entnommen; von der Wasserpflanze an ihrer gesamten, auch oberirdischen Peripherie, so daß hier die Wurzeln ihre Bedeutung als Ernährungsorgane teilweise einbüßen und hauptsächlich als Verankerungswerkzeuge dienen. Das Wassermolekül wird in je ein Atom Sauerstoff und je zwei Atome Wasserstoff gespalten, welche Elemente gemeinschaftlich mit dem bei der Kohlensäurespaltung zurückbehaltenen Kohlenstoff in neuer Atomgruppierung zur Stärke, den Zuckerstoffen, überhaupt den nahrungspendenden Kohlehydraten zusammentreten. Da dies nur in Chlorophyllkörperchen gelingt, so muß das Wasser zuerst aus chlorophyllosen in chlorophyllführende Teile gebracht werden; dies geschieht in den Geweben wieder auf osmotischem Wege, schneller in den Gefäßen (Holzgefäßen) nach dem Prinzip der Druck- und Saugpumpe, — wobei die Druckwirkung von der Zellspannung (Turgor) namentlich schon in der Wurzel selbst (Wurzel- oder Blutungsdruck), die Saugwirkung durch das Verdampfen des überschüssigen Wassers (Transpiration und Guttation), das die Nachschübe ermöglicht, geliefert wird. Das Wasser wird

durch dieses Pumpwerk von den Wurzeln bis in die Baumkronen emporgehoben: mit welcher Energie, geht daraus hervor, daß ein erwachsener Laubbaum bis 400 kg Wasser pro Tag verdampfen läßt. Es ist also begreiflich, daß jene organischen Wasserleitungsrohre fester, sprungsicherer Wände bedürfen: die hierzu notwendige Versteifung wird von Holzstoff in verschieden geformten Verdickungen bewerkstelligt, nach denen man Tüpfel-, Treppen-, Ring- und Schraubengefäße unterscheidet.

Die Stickstoffverbindungen werden von den Pflanzen aus dem Boden und Wasser entnommen, wohin sie hauptsächlich durch verwesende Tier- und Pflanzenstoffe gelangen, welch letztere durch Fäulnis-, die Tierstoffe auch durch Harnstoffbakterien weiter bearbeitet und zerlegt werden. Bei Blitzschlag entstehen geringe Mengen Ammoniak aus Luftstickstoff und Wasserdunst auf anorganischem Wege und mögen für die Stickstoffversorgung der ersten Lebewesen von Bedeutung gewesen sein; in der heutigen Lebenswelt aber vollzieht sich ein steter Kreislauf, der das Ammoniak von der Pflanze (allenfalls auf dem Umweg über Tiere) durch Vermittlung der Bakterien in den Boden und aus dem Boden wieder in die Pflanze bringt. Das Ammoniakmolekül wird in je ein Atom Stickstoff und je drei Atome Wasserstoff gespalten, um abermals in anderer atomistischer Anordnung ins Biomolekül einzutreten. Durchaus nicht alle Pflanzen vermögen das Ammoniak selbst schon aufzunehmen, sondern es muß dann durch die uns bereits bekannten Nitromonaden erst noch in Salpetersäure oxydiert und mit den im Boden befindlichen Kalium-, Natrium- und Kalziumverbindungen zu Salpeterverbindungen vereinigt werden.

Aus dieser Zusammenstellung kann man ersehen, daß von den vier Hauptelementen des lebenden Stoffes der Kohlenstoff nur durch die Kohlensäure, der Stickstoff nur durch Ammoniak und Salpeterverbindungen, der Sauerstoff (da der aus Kohlensäure abgespaltene großenteils frei wird oder der Atmung, aber kaum der Assimilation dient) wohl vorwiegend durch Wasser in den Pflanzenkörper gelangen, während der Wasserstoff sowohl dem Wasser als den Stickstoffverbindungen entzogen werden kann. Kohlensäure, Ammoniak (bzw. Salpeter) und Wasser sind somit neben Kalzium, Kalium, Magnesium, Phosphor, Eisen und Schwefel die hauptsächlichen Nahrungs*stoffe* der grünen Pflanze; sie sind aber noch nicht eigentlich ihre Nahrungs*mittel* (= Reservestoffe); diese bereitet sich die Pflanze daraus selber, nämlich Kohlehydrate, Fette und Eiweiße. In dieser Vorbereitung (*präparativen Assimilation*) unterscheidet sich die grüne Pflanze vom Tier, nicht in den Nahrungsmitteln, denn als solche benützt das Tier gleichfalls Eiweiß, Fett und Kohlehydrate (Stärke, Zucker). Das Tier vermag sie nur nicht aus anorganischen Grundstoffen zu konstituieren, sondern muß sie fertig zubereitet (als Pflanzen- oder sogar schon als Tierstoffe) aufnehmen. Pflanzen, die kein Blattgrün besitzen (Pilze, Schmarotzerpflanzen, z. B. Schuppen- und Sommerwurz, Kleeseide) gleichen darin dem Tier.

c) Die Ernährung der Tiere

Aus dem bisher Gesagten ergibt sich, daß die Tierwelt, die sich von Pflanzen nährt — oder zwar von Tieren, die aber letzten Endes wieder Pflanzenfresser sind — in ihrer Existenz auf die Pflanzenwelt angewiesen ist. Es ergibt sich ferner, daß die Pflanzen rings von Nährmedien umgeben sind, denn die Luft, das Wasser, die Erde bieten ihnen Nahrung; das Tier muß aber die seine erst suchen. Daraus folgt für das Tier die Notwendigkeit, Bewegungen auszuführen, die ihrerseits eine bewegliche konzise Form verlangen und deshalb die verdauenden Flächen nach innen verlegen; für die Pflanze folgt bei ihrer Bewegungslosigkeit der Zwang, mit reicher Flächenentfaltung nach außen das Nährmilieu möglichst auszunützen. Da die Pflanzen aus einfachen anorganischen Stoffen hochzusammengesetzte Substanzen aufbauen, leisten sie gewaltige Assimilationsarbeit; hingegen spielen Dissimilationsprozesse (wie Zerlegung der Stickstoffverbindungen des Wassers usw., der unlöslichen Stärke in löslichen Zucker) der herrschenden Anschauung nach verhältnismäßig wenig mit. Da die Tiere aus schon zusammengesetzten, organischen Stoffen nur etwas anders zusammengesetzte, aber ebenfalls organische Stoffe (nämlich die ihres eigenen Ich) umzubauen haben, so ist ihre Assimilationsleistung eine relativ geringe; dafür spielen Dissimilationsprozesse, um unlösliche Nahrungsmittel in lösliche Form zu bringen, eine sehr große Rolle.

Verfolgen wir den Gang dieser Verflüssigung der Nahrungsstoffe (Verdauung, „Digestion"), wie sie sich etwa bei einem Säugetier abspielt: sie beginnt im Munde mit der Nahrungszerkleinerung, die den verdauenden Säften größere Angriffsflächen schafft, und mit der Einspeichelung, die den Bissen schlüpfrig macht und ihn auch bereits Lösungsprozessen unterwirft. Der Speichel löst alles, was sich in Wasser löst (Salz, Zucker) und verfügt außerdem bereits über ein Enzym (S. 32), das Ptyalin, welches Stärke in Traubenzucker verwandelt, womit auch dieser sofortiger Löslichkeit anheimfällt. Im Magen wirkt die Salzsäure bakterientötend und entkalkend; ein Enzym (das Pepsin) bringt zusammen mit der Salzsäure die unlöslichen Eiweißkörper in eine lösliche Modifikation, die Peptone. Die Dünndarmdrüsen setzen dies fort, desgleichen die Bauchspeicheldrüse (Pankreas), deren Sekret nebst dem der Leber (Galle) überdies die Aufschwemmung (Emulsion) der Fette in winzige Tröpfchen besorgt. Nun kann der Nahrungsbrei (Chymus) in die Darmlymphe (Chylus) aufgenommen werden; es geschieht durch die Tätigkeit kegelförmiger, ins Darmlumen ragender Fortsätze, die Darmzotten. Von außerhalb des Darmes ragt in die Zotte ein Lymphgefäß (Chylusgefäß) hinein, das den Nahrungssaft aufsaugt; die Spitze der Darmzotte ist aber nicht etwa durchbohrt, sondern die Säfte müssen durch die Schleimhaut dringen, und für diese Endosmose müssen sie natürlich flüssig sein.

Bis hierher haben nur Zerlegungen und Lösungen der Nahrungsstoffe stattgefunden, keine Assimilationen, die erst in den Geweben vor-

genommen werden. Es gilt also, den Chylus an diesen Bestimmungsort zu tragen. Dies besorgen die zirkulierenden Körperflüssigkeiten, zunächst die Lymphe, die sich ins Blut ergießt, dann das Blut selber. Lymphe und Blut bestehen aus einer klaren Flüssigkeit (Serum), in der sich freie Zellen bewegen, in der Lymphe nur farblose, die „weißen" Blut- oder Lymphkörperchen (Leukozyten, Lymphozyten, S. 37, Abb. 5, Detail 1), im Blut außerdem gefärbte, die roten Blutkörperchen (Erythrozyten, Abb. 5, Detail 2), die dem Wirbeltierblut die rote Farbe verleihen. Das Blut der Wirbellosen ist aber oft farblos oder, wenn gefärbt, von einem diffus verteilten Farbstoff erfüllt, der nicht an besondere Blutzellen gebunden erscheint. Die weißen Blutkörperchen nun nehmen am Transport der Nahrung aktiven Anteil; jedes von ihnen gleicht einer Amöbe, ist in der Ruhe kugelig, in der Bewegung unregelmäßig gelappt infolge Ausstreckens von Scheinfüßchen, mit denen es auch Nahrung aufnimmt. Die Nahrung besteht aus den ins Chylusgefäß diffundierten Fetttröpfchen, Farbstoffkörnern und eingedrungenen Fremdkörpern, wie Bakterien (Abb. 16). Die fremden Bestandteile werden dadurch, daß der Leukozyt sie auffrißt, unschädlich, die noch vorhandenen geformten Nahrungsbestandteile vollends flüssig gemacht, so daß ihrer Zuführung an den Assimilationsort (ins zuständige Gewebe) nichts mehr entgegensteht.

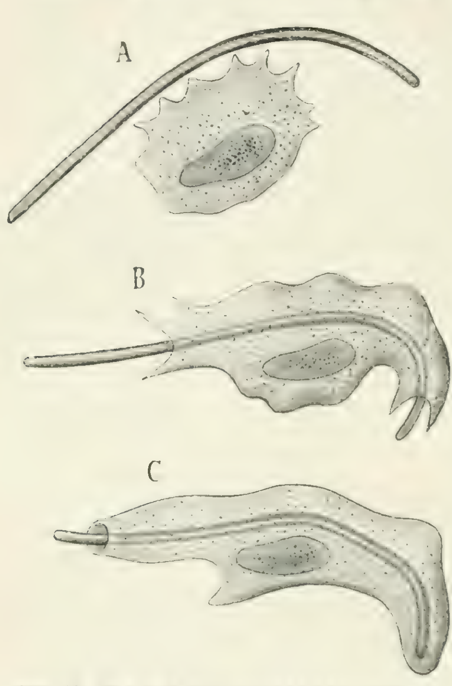


Abb. 16. Weißes Blutkörperchen (Leukozyt) vom Frosch: A mittelst seiner Pseudopodien auf einen Bakterienfaden losstrebend, B und C ihn umfließend, fressend.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

Jede Gewebszelle entnimmt dem Blut auf osmotischem Wege die Stoffe, die sie für ihren eigenen Stoffersatz gerade nötig hat. Auch daran nehmen die weißen Blutkörperchen tätigen Anteil, da sie sich zwischen die Endothelzellen der dünnsten Blutgefäße (Haar- und Kapillargefäße) hinausdrängen, somit durchs Gefäßrohr in die Gewebe wandern („Wanderzellen") und hier mit den Gewebszellen in unmittelbareren Stofftausch treten als vom Blutserum aus. Die von weißen Blutkörperchen assimilierten Substanzen kommen nun, in Gestalt

ihrer Ausscheidungen, den Geweben ebenfalls als Nährsubstanzen, teilweise als Schutzstoffe gegen Gifte zugute.

Auch das Tier besitzt also eine „präparative Assimilation", die vom Blut mit seinen zelligen Einschlüssen geleistet wird und der definitiven Assimilation in den Gewebszellen vorangeht. Der gesamte Ernährungsprozeß des Tieres setzt sich aus folgenden Schritten zusammen:

I. Äußere oder Darmverdauung. 1. Aufnahme der Nahrung von außen; 2. Transport in die aufeinander folgenden Darmabschnitte (Mundhöhle, Schlund, Speiseröhre, Magen, Dünn-, Dick- und Enddarm); 3. Spaltung der unlöslichen, 4. Verflüssigung der löslichen und durch chemische Spaltung löslich gemachten Nahrungsstoffe; 5. Entfernung der nicht spalt- und lösbaren Abfallprodukte (Fäzes, Exkremente) nach außen; 6. Übertritt des Nahrungssaftes aus dem Darm in die Gefäße.

II. Innere oder Gewebsverdauung. 7. Vorbereitende Assimilation durchs Blut bzw. Blutzellen; 8. Transport der Nahrungsstoffe in alle Körperteile; 9. deren wahlweise (elektive) Aufnahme durch und in die Gewebszellen; 10. deren Umwandlung in eigene Substanz der Gewebszelle.

Im Grunde genommen unterscheidet sich die Ernährung eines höheren Tieres nur durch die zahlreichen vorbereitenden Prozesse und Transporte von der früher beschriebenen Ernährung der Einzeller; die Behandlung der Nahrung durch die zu ernährenden Zellen ist aber ganz dieselbe wie bei den niedersten Urwesen, nämlich Umfließen durch Scheinfüßchen oder Endosmose.

Außer den organischen bedürfen die Tiere (darin gleich den Pflanzen) auch anorganischer Stoffe zur Aufrechterhaltung ihres Lebensbetriebes: Wasser und Salze. Ersteres dient zur Erhaltung der Körperflüssigkeiten und des Wassergehaltes im Zellplasma; letztere, für sich allein nicht befähigt, lebendes animalisches Plasma zu erzeugen, ergänzen doch die eigentlichen Nahrungsstoffe im Aufbau verschiedener Gewebe. Zellsubstanz kann nur in Gegenwart von Kaliumphosphat regeneriert werden: Kalzium und Magnesiumphosphat dienen zum Aufbau des Skelettes, Eisensalze zur Bildung der Blutfarbstoffe. Außerdem sind die Salze zum Betrieb der zahlreichen elektrolytischen Prozesse im lebenden Körper unerläßlich (Georg Hirth). Es ist zu bedenken, daß die ersten Lebewesen, mögen sie nun kosmischer oder tellurischer Herkunft gewesen sein, jedenfalls im Urmeere, also im Salzwasser lebten; die ans Süßwasser und Festland angepaßten Formen konnten den Aufenthaltswechsel nur leisten, indem sie sich in allen Geweben und deren Flüssigkeiten einen gewissen Salzgehalt bewahrten. Aussüßung der Gewebe wirkt zerstörend auf das Plasma ein; wir nützen diese Erkenntnis aus, indem wir Gewebstücke, die wir in überlebendem Zustande untersuchen wollen, in „physiologische Kochsalzlösung" einbetten. Der Salzgehalt muß also um so eher auch im normalen Lebenszustand aufrecht erhalten und bei Verbrauch ersetzt werden.

In neuerer Zeit mehren sich die Nachrichten, daß Wassertiere — kleinere eher als größere, tiefstehende mehr als höherstehende — gelöste Stickstoff- und Kohlenstoffverbindungen aufnehmen und neben den geformten Bestandteilen, den Tier- und Pflanzenstoffen, als Nahrung verwerten. Nahegelegt wurde diese Möglichkeit auf rechnerischem Wege: ein Schwamm von 60 g Lebendgewicht müßte pro Stunde das 40000-fache seines Rauminhaltes durch die Verdauungskanäle pumpen, um von den in diesen Wassermengen enthaltenen organischen Brocken (ihre volle Ausnützung vorausgesetzt) seinen Nahrungsbedarf zu decken; das übersteigt seine tatsächliche Leistungsfähigkeit um das 8000fache. Da sich weiter herausstellt, daß in 1 l Meerwasser 65 mg Kohlenstoff in Verbindungsform gelöst ist, der großenteils von Algen und Bakterien geliefert wird, so bedarf es nur noch des Nachweises, daß Tiere in dieser Lösung bei Abwesenheit sonstiger Nährstoffe wirklich gedeihen können oder wenigstens nicht so rasch abmagern, als ihr Stoffverbrauch erwarten ließe. Versuche von Pütter bejahen in überraschender Weise diese für unsere bisher gefestigten Begriffe fremd gewordene Frage, besonders an Meeresfischen, doch auch an Süßwasserfischen (Goldfisch, Stichling). Vielleicht am anschaulichsten ist das Ergebnis beim Krebs Simocephalus, der in bakterienfreiem und filtriertem Wasser gewachsen ist und sich mehrmals gehäutet hat. Von manchen Parasiten, wie dem Bandwurm, war ja schon lange bekannt, daß sie durch die Körperdecken auf osmotischem Wege gelöste Nahrung aufnehmen, die aber freilich im Darmsaft eines Wirbeltieres viel konzentrierter zugegen ist als im freien See- und Süßwasser. Wird die Nahrung vorwiegend oder ausschließlich auf osmotischem Wege beschafft, so begegnen wir ansehnlicherer äußerer Flächenentwicklung in Anlehnung an die entsprechenden Verhältnisse des Pflanzenreiches. Für Landtiere ist von v. Linden behauptet und, soweit ich sehe, allerdings hier von mehreren Forschern bindend widerlegt worden, daß die Schmetterlingspuppen, als Äquivalent ihrer während der Puppenruhe (also gerade einer Zeit starker Entwicklungsansprüche) stillstehenden sonstigen Nahrungsaufnahme, Kohlensäure der Luft zu assimilieren imstande seien. Ich möchte es nicht als unmöglich hinstellen, daß analoge Überraschungen uns bei anderen Tieren, namentlich in der Richtung ihrer abnehmenden Organisationshöhe hin, tatsächlich bevorstehen und sich dort als eine keineswegs vereinzelte Erscheinung darstellen werden.

2. Abscheidung (Sekretion) und Ausscheidung (Exkretion)

Wo immer Ernährungsprozesse vor sich gehen, müssen sie von Ausscheidungsprozessen gefolgt sein; wir sahen es schon daran, daß die Pflanze den bei ihrer Kohlensäureassimilation frei werdenden Sauerstoff entläßt, daß sie überschüssiges Wasser transpiriert; erkannten es beim Tier daran, daß die Anhangsdrüsen des Verdauungskanals (Mund- und Bauchspeichel, Magen- und Darmdrüsen) ihre lösenden und enzym-

haltigen Sekrete erzeugen, um die Nahrung in einen Zustand zu versetzen, der sie seitens der Darmzotten aufsaugungsfähig macht; sowie endlich daran, daß die Ausscheidungsprodukte der Leukozyten, als Ergebnis ihrer vorläufigen Assimilation, von den Gewebezellen übernommen werden.

Der Leukozyt — die farblose, eigenbewegliche Blutzelle — gleicht einer Amöbe so sehr, daß man in ihm bei seiner Entdeckung ein schmarotzendes Urtierchen vermutete. Hat er seine Ausscheidung, so werden wir erwarten dürfen, auch bei seinem Urbilde — eben der Amöbe — exkretorische Prozesse anzutreffen. Das ist in der Tat der Fall; nur treffen wir bei Formen, welche salzhaltiges Medium bewohnen (und hierzu gehören ja auch die Blutzellen), kein besonderes Organulum dafür; ihr ganzes Entoplasma dürfte sich bei Bedarf ausscheidend betätigen. Hingegen besitzen die Süßwasserformen und die Aufgußtierchen ein eigenes Sekretionswerkzeug in Gestalt von ein bis zwei „pulsierenden" oder „kontraktilen Vakuolen". Wir erblicken sie als rundes, manchmal von strahlig angeordneten, in sie einmündenden Kanälen umgebenes Bläschen, das langsam größer wird und abwechselnd wieder verschwindet. Im Zustande maximaler Dehnung bildet sich zwischen Vakuolenwand und Exoplasma eine feine Öffnung, durch welche die Aussonderungsprodukte nach außen entleert werden. Das Größenmaximum bedeutet also den Zustand größter Füllung, das Schwinden den der Entleerung. Zülzer ist es gelungen, Süßwasseramöben an Seewasser zu gewöhnen, wobei sie ihre pulsierende Vakuole verloren; die Meeresformen können die Entfernung ihrer flüssigen Abgänge und den Ersatz des dabei verloren gehenden Quellungswassers im Plasma durch einfachen Flüssigkeitsaustausch (Exosmose der einen, Endosmose der anderen) bewerkstelligen; die Süßwasserarten aber dürfen den Salzgehalt ihres Plasmas nicht verdünnen lassen und bedürfen eines Apparates, um den Prozeß entsprechend zu regeln. Auch im Pflanzenreich, und zwar keineswegs bloß bei den Einzellern, spielt diese „osmotische Regulation" (Fitting) eine große Rolle.

Im Vielzeller muß natürlich wiederum jede Zelle die Fähigkeit zur Ausscheidung bewahren: jede muß das ausscheiden, was von ihrem besonderen Stoffwechsel übrigbleibt. Die Exkretstoffe, die als Kohlensäure und Wasser das Atmungswerkzeug, als Harn die Nieren, als Wasser mit geringen stickstoffhaltigen Beimengungen die Schweißdrüsen verlassen, werden nicht etwa dort erst gebildet, sondern an den Assimilationsorten: jene Filtrierapparate und drüsigen Organe haben nur die Gesamtmenge der anderswo gebildeten Aussonderungsprodukte zu übernehmen und mit Hilfe anschließender Kanalsysteme nach außen zu befördern. Zugeführt werden sie ihnen, wo es sich um lokalisierte Ausscheidungsorgane handelt, vom Blut; manche Tiere, besonders die Plattwürmer, besitzen aber einen so reich verästelten Exkretionsapparat, daß er alle Gewebe durchsetzt und alle Organe umspinnt; hier müssen die auszuscheidenden Stoffe nicht zum Ausscheidungsapparat hingebracht

werden, sondern dieser holt sie sich selber. Auf dem analogen Prinzip beruht die Verzweigung des Darms bei den Hohltieren, die des Atmungsapparats bei den tracheenatmenden Gliedertieren; in solchen Fällen wird die Mithilfe zirkulierender Flüssigkeiten für die Stoffverteilung von und zu dem betreffenden Organsystem unnötig.

Bei der Pflanze gibt es keine stickstoffhaltigen Ausscheidungsprodukte, wie sie der tierische Harn vorstellt. Bezeichnen wir als „Exkretion" (Ausscheidung) die Entfernung von Abgängen, die für den Organismus nicht mehr brauchbar sind, als „Sekretion" (Abscheidung) die Produktion von Stoffen, die dem Organismus noch irgend Dienste leisten, so fallen beinahe alle Absonderungsprozesse der Gewächse unter den Begriff der Sekretion. Denn als wertlos für die Pflanze ist eigentlich nur der bei der Kohlensäurespaltung freiwerdende Sauerstoff anzusehen, soweit er nicht augenblicklich wieder für die Atmung beansprucht wird, sowie das überschüssige Wasser. Hingegen dient das Wurzelsekret zur Erschließung des Bodens: es enthält Säuren, die das Gestein (am meisten Kalkstein) „korrodieren", d. h. zur chemischen Verwitterung bringen, so daß es dem Wurzelwachstum nicht weiter hinderlich bleibt. Zahlreiche Pflanzenteile, besonders Blüten, scheiden ätherische Öle, wodurch Insekten angelockt, und zuckerhaltige Flüssigkeiten (z. B. Honigsaft oder Nektar) aus, wodurch die Insekten gefüttert und für ihre Liebesdienste (S. 216) belohnt werden. Harzausscheidungen, ebenfalls ätherische Öle enthaltend, dienen dem Wundverschluß; Wachsausscheidungen zur Hemmung allzu großer Transpiration, Schleimabsonderungen (besonders auf Wasserpflanzen) zum Schutze gegen Tierfraß. Insektenfangende Pflanzen sondern Fermente ab, die, nebst organischen Säuren, gleich dem Pepsin des Tiermagens Proteine in Peptone und noch weiter vereinfachen, womit sie lösbar und durch Endosmose aufsaugbar werden. Für all diese sezernierenden Leistungen der Pflanzen sind natürlich auch Drüsen und Sekretbehälter vorhanden, und zwar, was Form und Gewebe anbelangt, in überaus großer Mannigfaltigkeit.

Lassen wir die Absonderungen der Tiere von dem Gesichtspunkte aus Revue passieren, ob es sich um nicht mehr brauchbare Auswurfsstoffe oder um zwecktaugliche Abscheidungen handelt, so finden wir eigentlich auch nicht viele, die restlos der ersten Gruppe zugewiesen werden könnten. Harn (Urin), den Bedarf überschreitendes Wasser und Kohlensäure, in untergeordneter und häufig nur abnormer Weise Überfluß an Schleim erschöpfen bereits das Verzeichnis der Exkrete, während den zahllosen Sekreten wichtige, teils mechanische, teils chemische Aufgaben zugewiesen sind. Selbst der Schweiß ist nicht nutzlos, denn er vollzieht im Verein mit den Gefäßschlingen im Papillarkörper der Lederhaut die Temperaturregulierung: er verhindert Wärmestauungen durch die Verdunstungskälte. Schweißdrüsenaggregate gaben bei den Säugetieren zur Entstehung der Brustdrüsen, also zur Milchsekretion Gelegenheit. Die Hautsekrete der Amphibien, Schnecken und Erdwürmer er-

möglichen bei nicht zu lange dauerndem Wassermangel den Fortbestand der Hautatmung und verteidigen das Tier vermöge ihrer ätzenden Schärfe gegen raubgierige Feinde. Der fettige Inhalt der Talgdrüsen glättet die Haut und macht die Haare, das Sekret der Bürzeldrüse bei Vögeln die Federn geschmeidig. Ist dies eine mehr mechanische Funktion, so erfüllt die Verdauung befördernde Wirkung der dem Darm angegliederten Drüsen chemische Funktionen, wovon wir bereits sprachen.

All diese Sekrete werden von den sie produzierenden Drüsen mittels besonderer Ausführungsgänge an ihren Bestimmungsort gebracht; höchstens ist noch ein Sammelbehälter für den Drüseninhalt eingeschaltet, entweder im Hohlraum der Drüse selbst (z. B. Nierenbecken) oder abseits davon (z. B. Gallen-, Harn-, Samenblase), der seinerseits wieder in einen Kanal ausmündet. Die Harnkanälchen, Harnleiter und Harnröhren, Gallengänge und Gallenblasengang, Wirsungscher Gang aus der Bauchspeicheldrüse bieten bekannte Beispiele für derartige Ausführungskanäle erster und zweiter Ordnung. Anders ist es mit jenen Sekreten, die nicht aus einem für Sekretion spezialisierten Organ, sondern aus zerstreut liegenden Drüsenzellen oder aus gewöhnlichen Zellen herstammen, die das Sezernieren nur als eine ihrer allgemeinen organischen Fähigkeiten ausüben. Solche Abscheidungen werden von Zelle zu Zelle osmotisch weitergegeben, bis sie in ein Gefäß gelangen, wo sie vom Strome der Körperflüssigkeit erfaßt und zu anderen Körperregionen getragen werden. Im Gegensatze zu den *äußeren Sekreten*, die von Drüsen *mit* Ausführungsgang entleert werden, nennt man die anderen, die der allgemein sezernierenden Tätigkeit sämtlicher Körperzellen ihre Entstehung danken und zunächst ohne spezielle Bestimmung ins Blut oder die Lymphe gelangen, „*innere Sekrete*" oder „*Hormone*". Da jedes Gewebe seinen eigenartigen Stoffwechsel hat, dessen Produkte chemisch von denen anderer Gewebe verschieden sind, so wird der ein Gewebe passierende Saftstrom (Blut, Lymphe, auch pflanzliche Säfte) chemisch verändert, denn er hat ja die Sekrete des durchflossenen Gewebes in sich aufgenommen. Der Saftstrom nimmt aber nicht nur auf, sondern gibt auch ab, und, selbst verändert, gibt er natürlich andere Stoffe ab, die ihrerseits das beteilte Gewebe chemisch beeinflussen. Durch Vermittlung der in Gefäßen dahinströmenden Flüssigkeit werden chemische Veränderungen auf weitest entfernte Regionen übertragen; wir gelangen zur Vorstellung, daß (in analoger Weise, wie durch Reizung einer beliebigen Zelle sämtliche übrigen Zellen etwas von der Erregung verspüren müssen) durch Sekretion jedes Gewebes und jeder darin enthaltenen Zelle sämtliche übrigen Gewebe und Zellen des Körpers, wennselbst teilweise nur in ganz geringem Grad, betroffen werden. Im Kapitel „Entwicklung" werden wir machtvolle innersekretorische Einflüsse kennen lernen; dort werden wir auch des näheren erfahren, daß ihre Verteilung nicht regellos bleibt, sondern wie alle anderen organischen Funktionen der Arbeitsteilung unterliegt: es entstehen Spezialorgane für innere Sekretion, die „*Drüsen ohne Ausführungsgang*", Blut- oder

Wachstumsdrüsen — so geheißen, weil ihr Sekret in die Blutbahn träufelt, der jene Drüsen (z. B. Schilddrüse, Briesel, Nebenniere) angeschlossen, und weil sie das Wachstum bestimmter, oft sehr entlegener Körperteile zu fördern oder zu hemmen imstande sind. Manche Drüsen entfalten neben äußerer Sekretion durch einen Ableitungsgang in anderen Teilen ihres Gewebes noch eine bestimmt funktionierende innere Sekretion: so die Bauchspeicheldrüse und Leber; so namentlich auch die Geschlechtsdrüsen, deren „generatives Gewebe" (Ei- und Samenröhrchen) die Fortpflanzungsprodukte durch die Geschlechtswege (Ei- und Samenleiter) nach außen abstößt, wogegen das „Zwischengewebe", welches durchaus keinen eigentlichen Drüsen-, sondern bindegewebigen Charakter hat, unter anderem das Wachstum der äußeren Geschlechtsmerkmale protegiert.

Unter den inneren Sekreten nehmen die Schutzstoffe („Antitoxine") besonderen Rang ein, die im Körper, insbesondere seinen Flüssigkeiten, zirkulieren und ihm gegen Krankheits- und andere Gifte Widerstandskraft verleihen. In hervorragender Weise beteiligen sich die weißen Blutzellen an der Erzeugung von Gegengiften; die giftigen Stoffwechselprodukte der krankheitserregenden Bakterien werden von ihnen aufgenommen (S. 98, Abb. 16), und das Abscheidungsprodukt ist dann das spezifische Gegengift der betreffenden Krankheitsstoffe. Weiße Blutkörperchen sind denn auch sogleich massenweise (als „Eiter") zur Stelle, wo es gilt, fremde, entzündungserregende Stoffe unschädlich zu machen. Die überstandene bakterielle Krankheit oder andersgeartete Vergiftung läßt also den Organismus im Zustande der Giftfestigkeit („Immunität") zurück; die Antitoxine bleiben noch geraume, je nach dem Spezialfall verschieden lange Zeit im Körper, — die Immunität überdauert die Krankheit. Besonders in Fällen sehr lang anhaltender Immunität dürfte diese Erscheinung auch darauf beruhen, daß der Stoffwechsel immunisierender Zellen, einmal in eine gewisse Richtung gelenkt, auch weiterhin fortfährt, Gegengifte zu erzeugen, also ohne unmittelbar vorausgegangene Giftaufnahme und Giftgewöhnung. Es sind Beispiele bekannt, in denen sogar die Nachkommen immunisierter Tiere noch giftfest blieben: Mäuse nach Rizin- und Abrin- (Ehrlich), wie nach Tetanusgewöhnung, Kaninchen nach Hundswut- (Tizzoni, Cattaneo) und Diphtheriegewöhnung (Behring), sowie nach Gewöhnung an Bacillus pyocyaneus, den Erreger des blauen Eiters (Gley und Charrin). Das wäre dann also eine Vererbung der Immunität; der Einwand, daß es sich um bloße Übertragung durch Mutterkuchen und Muttermilch (also dann nicht um Vererbung, vgl. die Definition in Kap. IX, S. 267) handle, widerlegen Gley und Charrin, denn auch Nachkommen nicht immunisierter Mütter von immunisierten Vätern sind immun. Allerdings in schwächerem Grade, wodurch das Mitwirken der beiden anderen Wege oder eines davon bewiesen erscheint. Wenn manch kleine Tiere Gifte in Dosierungen vertragen, die für uns schon bedenklich wären (Ziegen, Schnecken und Insekten verschiedenste Giftpflanzen, Vögel stark blausäurehaltige Samen), so beruht dies auf ererbter und dann bereits angeborener Immunität; desgleichen

wohl die nur in vipernreichen Gegenden zutreffende Widerstandsfähigkeit gewisser Warmblüter (Igel, Iltis, Bussard) gegen Schlangengift. Auch bei Pflanzen sind Immunstoffe aus der Tatsache ihrer Immunität erschlossen worden, und auch hier ist Übertragung auf spätere Generationen möglich: die Widerstandsfähigkeit des Weizens gegen Rostpilze gehorcht in der Kreuzung mit rostempfänglichen Rassen nach Biffen sogar den Mendelschen Vererbungsregeln (S. 258).

Außer der Fähigkeit, sich an zunehmende Mengen chemischer Schädigungen zu gewöhnen, kommt auch das Umgekehrte vor, gesteigerte Giftempfindlichkeit („Anaphylaxie"), so zwar, daß nach jedem überstandenen Vergiftungsanfall die Dosis schwächer sein kann, die denselben oder einen stärkeren Anfall (anaphylaktischen Schock) hervorruft. Zahlreiche „Idiosynkrasien", so gegen Erdbeeren, Krebse, Mais, ja Hühnereiweiß — Nahrungsmittel, deren Genuß bei dazu disponierten Personen lokale Entzündungen, Nesselausschläge, Fieber und heftige Üblichkeiten im Gefolge haben — gehören zu den Anaphylaxieerscheinungen; ebenso das „Heufieber", die Vergiftung der Schleimhäute durch Toxine des Blütenstaubes, besonders Gräserpollens. Anscheinend treten die Anaphylaxien unter Umständen ebenso erblich und dann als Familieneigentümlichkeit auf, wie die Immunitätserscheinungen. Worauf es beruht, ob ein Gift immunisierend oder anaphylaktisch wirkt, ist zurzeit nur ungenügend bekannt; einige Forscher sind der Meinung, Immunität trete dann ein, wenn die giftige Substanz die Zellen nur von außen umspüle und dadurch zur Produktion von Gegengiften anrege, wogegen das Eindringen des Giftes in die Zelle selbst, wenn es sie nicht überhaupt zerstört, ihren Stoffwechsel in die anaphylaktische Richtung drängt, weil sich mit dem Zellplasma Verbindungen bilden, die den Zwecken des Organismus nicht entsprechen (v. Liebermann). Die Erfahrung von Weil, daß die Antikörper bei Immunität mehr im Serum, bei Anaphylaxie mehr in den Körperzellen zu finden sind, würde damit übereinstimmen; nur muß man sich klar darüber sein, daß zwischen dem Verhalten des Blutes und seiner zelligen Einschlüsse einerseits, dem der übrigen Körperzellen anderseits keinesfalls ein prinzipieller Unterschied besteht. Anaphylaxie kommt auch bei ein und derselben Giftart neben Immunität vor und hängt von der Vergiftungsstärke ab, von der zwischen wiederholten Vergiftungen verstrichenen Zeit u. a.

3. Atmung (Respiration)

Die beschriebenen Ernährungs- und Ausscheidungsprozesse könnten den Organismus nicht befähigen, Lebensarbeit (Erregung, Bewegung, Wachstum) zu leisten, wenn sie nicht stetig dem Einfluß des Sauerstoffes unterworfen wären. Die Verbrauchsstoffe müssen mit Sauerstoff verbunden, also verbrannt („oxydiert") werden, um ihre chemische Energie wirksam in mechanische Energie umzuwandeln; sie sind ja das Heizmaterial, womit die Lebensmaschine in Gang erhalten wird, — was

nützt einer Maschine die Kohlenspeisung, wenn die Kohlen nicht zu Schlacken verbrannt werden? Deshalb sind Oxydationen neben Katalysen (Wirkungsbeschleunigungen, S. 32) die eigentlichen Triebkräfte des Lebens; sie ergänzen einander, indem die katalytischen Stoffe Energielieferungen, die sonst nur bei weit höherer Verbrennungstemperatur möglich wären, bereits bei Wärmegraden ablaufen lassen, die dem Plasma zuträglich sind. Nach dem Van 't Hoffschen Gesetz entspricht in chemischen Vorgängen einer Temperaturerhöhung um 10° C (bei unseren gewöhnlichen Temperaturen) eine zwei- bis dreimal schnellere Reaktionsgeschwindigkeit; diese Beschleunigung wird in Gegenwart von Katalysatoren auch ohne Temperaturerhöhung geleistet.

Immerhin ist die Wärmeproduktion des Organismus eine ansehnliche; bei „kaltblütigen", richtiger wechselwarmen (poikilothermen) Lebewesen wird die erzeugte Wärme immer wieder rasch abgegeben; der Temperaturausgleich bewirkt hier, daß sich die Körpertemperatur normalerweise nur um wenige Grade über die Außentemperatur erhebt. Wird jedoch die Wärmeabgabe nach außen unterbunden, so werden auch in solchen Teilen, von denen wir es nicht anzunehmen gewohnt sind, überraschend hohe Wärmegrade erreicht, wie dies Molisch in Anhäufungen von Laubblättern gemessen hat. Damit steht im Einklang, daß Kaltblüter, die sich zum Winterschlaf zurückziehen, sich gerne in Massen aneinander drängen, wodurch die sonst geringe Wärmeansammlung ihres diesbezüglich wenig geschützten Körpers vermehrt wird. Nur im Tierreich, und auch hier erst bei dessen höchststehenden Vertretern, finden wir vervollkommnete Einrichtungen, um die Körpertemperatur nicht bloß vor raschem Sinken zu bewahren, sondern auch Hitzestauungen zu verhindern, mit einem Worte also, auf einen gleichbleibenden Grad einzustellen (zu regulieren). Diese Fähigkeit besitzen nur die „warmblütigen", gleichwarmen (homoiothermen, stenothermen) Säugetiere und Vögel. Hauptorgan der Wärmeregulierung sind die Haargefäße, welche in den an die Oberhaut grenzenden warzenförmigen Ausbuchtungen der Unterhaut (Papillen) umbiegen: bei Temperaturerniedrigung verengern sich diese Gefäßschlingen, so daß das Blut nicht so weit an die Oberfläche strömen und daher nicht soviel Wärme abgeben kann. Erst wenn der Körper in einen Erregungs- oder Bewegungszustand versetzt wird, der seine Oxydationen vermehrt, dehnen sich die Gefäße, und das Blut strömt wieder energisch nach außen. Erweiterung und Verengerung der Gefäße werden — außer von der Temperatur, die dazu den ersten Anstoß gibt — von besonderen Gefäßnerven (den vasomotorischen Nerven) geregelt. Die zweite Regulierungsvorrichtung, nur dazu da, um bei Vorhandensein von zu viel Wärme deren Ableitung zu beschleunigen und darin die im maximalen Ausdehnungszustand befindlichen Kapillarschlingen noch zu unterstützen, haben wir in Gestalt der Schweißdrüsen vor kurzem kennen gelernt.

Kein Lebewesen kann des Sauerstoffs entraten. Die meisten Tiere und Pflanzen entnehmen ihn der Luft, entweder direkt der Atmosphäre

oder der im Wasser gelösten Luft. Von dieser Regel machen, soweit bekannt, einzig und allein die „anaëroben" Bakterien eine Ausnahme, die entweder nur bei Luftabschluß (obligate Anaërobie) oder auch bei Luftabschluß (fakultative Anaërobie) leben können. Ihnen ist deswegen der Sauerstoff nicht etwa entbehrlich; sie beziehen ihn nur aus anderer Quelle, — durch Zerlegung des Zuckers bei Gärungs-, von Eiweiß bei Fäulniserregern.

Jede Zelle hat ihre Atmung, jede kann Sauerstoff von außen aufnehmen, falls sie der Oberfläche und dadurch dem sauerstoffhaltigen Medium genügend nahe ist. Kleine Lebewesen begnügen sich mit dieser Atmung ihrer peripher gelegenen Zellen („Hautatmung"), während so bei großen Körpern keine genügende Sauerstoffversorgung des Inneren erzielt werden kann; denn wenn die Oberfläche im quadratischen Verhältnis zunimmt, wächst die Masse im Kubus. Dann sind also der Sauerstoffaufnahme dienende Oberflächenvergrößerungen notwendig, die sich nach dem uns wohlbekannten Prinzip der Arbeitsteilung als spezialisierte Atmungswerkzeuge darstellen.

Die Pflanze besitzt zum Zwecke ihrer Ernährung ohnedies schon eine reiche Oberflächengliederung; die Hauptstätten der Assimilation sind meist zugleich auch die der Atmung und Transpiration — nämlich die Blätter. Eine gewisse Lokalisierung ist durchgeführt, indem die Blattoberseite, wo das als Energiequelle zur Kohlensäurespaltung benützte Sonnenlicht auftrifft, vorwiegend der Assimilation — die Blattunterseite, wo „Spaltöffnungen" vorhanden sind und nicht so leicht durch Staub und Tau verlegt werden können, der Respiration (und Transpiration) gewidmet ist. Nur bei schwimmenden Blättern der Wasserpflanzen (z. B. Seerose) befinden sich auch die Spaltöffnungen auf der Oberseite. Jede Spaltöffnung ist von zwei Schließzellen eingefaßt, die sich von benachbarten Oberhautzellen durch abweichende Gestalt sowie dadurch unterscheiden, daß sie Chlorophyll führen. Die Weitergabe der Atemluft an die innen gelegenen Zellen und Gewebe wird durch lufthaltige Zellzwischenräume besorgt; unterhalb der Spaltöffnungen liegen große Interzellularräume, die man als Luftkammern oder Atemhöhlen bezeichnen kann, — nach den hier vorhandenen Lücken heißt das ganze Gewebe „Schwammparenchym". Eines anderen Sauerstofftransportes zu inneren Geweben bedarf die Pflanze nicht, da sie alle ihre Flächen nach außen entwickelt und eigentlich keine „inneren Organe", die noch mit Sauerstoff versorgt und von der längs der Zwischenräume eindringenden Luft nicht erreicht werden könnten, besitzt. Die zirkulierenden Flüssigkeiten der Gefäßpflanzen dienen daher so gut wie ausschließlich der Ernährung, dem Transport der noch weiterzubehandelnden (Wasser in den Holzgefäßen) und der schon zugerichteten Nahrungssäfte (in den Bast-, teilweise in den Milchgefäßen); für die Atmung spielen die pflanzlichen Saftströme, wenn überhaupt, so nur eine untergeordnete Rolle.

Ganz anders beim Tier. Einmal ist bei ihm die Ausbildung respirierender Flächen eine viel einseitigere als bei der Pflanze; dann

sind für Zuleitung des Sauerstoffes zu den inneren Organen viel komplizierte Vorkehrungen nötig. Diese Zuleitung besorgt wieder, wie schon die der Nahrungsstoffe, das Blut; mindestens bei den Wirbeltieren jedoch sind es nicht dieselben Blutplasmen, die dort als Nahrungs-, hier als Sauerstoffüberträger funktionieren, sondern die letztgenannte Aufgabe übernehmen ganz ausschließlich die roten Blutkörperchen (S. 37, Abb. 5, Detail 2). Sie entstehen im Knochenmark, beim Embryo auch in Leber und Milz; ursprünglich (als „Erythroblasten") ähneln sie — bis auf den Farbstoffgehalt — den weißen Blutkörperchen, später verlieren sie unter reichlicher Aufnahme von Eisensalzen ihre Beweglichkeit, bei den meisten Säugetieren einschließlich des Menschen auch den Zellkern, und verwandeln sich in formbeständige, scheiben-, napf- oder flach sanduhrförmige Plättchen („Erythrozyten"), die im Gegensatz zu den Leukozyten vollständig passiv im Strome treiben und sich oft zu geldrollenförmigen Gruppen aneinanderlegen. Sie sind es, die dem Wirbeltierblut die rote Farbe geben; den Erythrozyten wird sie durch ein Eisenoxyd (Rost ist auch ein Eisenoxyd und ebenfalls rot!) verliehen, das seinerseits in einem hoch zusammengesetzten Eiweißkörper enthalten ist, dem Hämoglobin. Es bindet Sauerstoff leicht und locker an sich, wodurch es sich in Oxyhämoglobin umwandelt; nach Abgabe des Sauerstoffes, die ebenso leicht stattfindet wie seine Aufnahme, verwandelt sich das Oxyhämoglobin in gewöhnliches Hämoglobin zurück. Diese umkehrbare Verwandlung kommt in der Gesamtfarbe des Blutes schon makroskopisch zum Ausdruck: Blut, das eben ein Atmungsorgan durchflossen und Sauerstoff aufgenommen hat, sieht hellrot aus („arterielles Blut"); wenn es nach Vollendung des Körperkreislaufes zum Atmungsorgan zurückkehrt, ist es sauerstoffarm und dunkler geworden („venöses Blut"). Dickwandige, muskulöse, rhythmisch sich zusammenziehende und ausdehnende Puls- oder Schlagadern (Arterien) befördern das hellrote Blut, nachdem es aus dem Atmungsorgan ins Herz zurückgeflossen ist, von diesem zentralen Pumpwerk (Herzkammer) aus in die Körperteile, bis sich die Arterien in ein feinstes Netz von gewebedurchdringenden und zellenumspinnenden Haargefäßen aufgelöst haben; dünnwandige, schlaffe Blutadern (Venen) sammeln das dunkelrot gewordene Blut, nachdem es die Abfallstoffe aus den Geweben fortgenommen hat, und lassen es ins zentrale Saugwerk (Vorkammern des Herzens) zurückfluten. Die Trennung des Herzens in eine arterielle und eine venöse Abteilung ist nicht immer so streng durchgeführt; ja bei den Fischen ist das ganze Herz venös, da es durch ein Sammelbecken (sinus venosus) das ganze verunreinigte Körperblut in sich aufnimmt und auf der anderen Seite durch einen muskulösen Stiel (truncus arteriosus) in die Kiemenbögen treibt. Und nicht immer stehen Schlag- und Blutadern durch Kapillarnetze miteinander in geschlossener Verbindung: bei vielen wirbellosen Tieren münden die Gefäße frei in die Leibeshöhle, wo nun das Blut ohne Vermittlung von Haargefäßen die Gewebe umspült, um zuletzt, venös

geworden, durch geöffnete Ventile in Herzbeutel und Herz zurückgesogen zu werden.

Wenn das Hämoglobin des Blutes sich mit Sauerstoff bereichert, so verliert das Blutkörperchen gleichzeitig Kohlensäure; und umgekehrt, wenn das Oxyhämoglobin einen Teil seines Sauerstoffvorrates abgeben muß, so bindet das Blutkörperchen zur selben Zeit Kohlensäure zu Natriumbikarbonat an den Natriumgehalt seines Plasmas. Der Gaswechsel erstgenannter Art vollzieht sich im Atmungsorgan: hier ist der Druck des Sauerstoffes außen größer, innen geringer; indem sich diese Druckunterschiede ausgleichen, diffundiert Sauerstoff durch die dünne Haut des Atmungsorganes und dann noch durch die zarteste Haut des Haargefäßes hindurch ins Blut und Blutkörperchen. Der Gaswechsel zweitgenannter Art vollzieht sich in den Geweben: hier lastet ein Überdruck an Kohlensäure, der um so eher zum Eintritt ins Blut führen muß, als dieses durch Sauerstoffabgabe seine Gasspannung erniedrigt hat. In gleicher Weise, wie wir die Nahrungsaufnahme und -Vorbereitung als äußere oder Darmverdauung der Nahrungsverwertung (Assimilation) als innerer oder Gewebsverdauung gegenübergestellt haben, können wir nun auch die Luftaufnahme in der Lunge oder einem anderen Atmungsorgan als äußere oder Organatmung, den Gasaustausch in den Körperzellen als innere oder Gewebsatmung bezeichnen. Und der gesamte Atmungsprozeß würde sich, namentlich bei höheren Tieren, aus folgenden Etappen zusammensetzen:

I. Einatmung: 1. Einatmung der Luft ins Respirationsorgan, — 2. Diffusion des Sauerstoffes ins Blut, — 3. Transport des Sauerstoffes im Blut zu den Körperteilen, — 4. Austritt des Sauerstoffes aus dem Blut und Übertritt in die Gewebszellen.

II. Ausatmung: 5. Aufnahme des zu Kohlensäure oxydierten Kohlenstoffes der Gewebe (sowie der Oxydationsprodukte des Stickstoffs, Wasserstoffs, Schwefels usw.) ins Blut, — 6. Rücktransport im Blut zum Atmungsorgan, — 7. Abgabe der Kohlensäure (und eines Teiles von dem zu Wasser oxydierten Wasserstoff) in den Hohlraum des Atmungsorganes, — 8. Ausatmung ins Freie.

Die Atmungswerkzeuge der Tiere müssen nach alledem, um ihren Dienst verrichten zu können, reich durchblutet sein; und dies muß, um dem Gasaustausch „Sauerstoff gegen Kohlensäure" ein möglichst geringes Hindernis zu bieten, mit Hilfe zartester Kapillargefäße geschehen, die nur von zartestem Epithel gedeckt, nur von zartestem Bindegewebe gestützt sein dürfen. Solch ein Organ würde bald verdorren, wenn nicht für seine Feuchterhaltung gesorgt würde; bei Wassertieren besteht diesbezüglich keine Verlegenheit, sie können sozusagen nach Herzenslust Hautausstülpungen bilden, die sich falten und auf den Faltungen weiter verästeln; es entstehen Kiemen, die von einfachen, handschuhfingerförmigen Auswüchsen (Seesterne) alle Grade der Komplikation zu Fransen (Röhrenwürmer), Büscheln (Amphibien), Kämmen (Fische) und Netzen (Muscheln) aufweisen, — sämtliche Formen irgendwie der Oberflächen-

vergrößerung dienend. Bei wasserlebenden Insekten verlängern sich die Tracheen (verzweigte Luftröhren) aus den Stigmen (Atemschlitzen) heraus zu langen, gefiederten Anhängseln, den „Tracheenkiemen". Wie aber sollen Landtiere ihre Atmungswerkzeuge vor dem Eintrocknen schützen? Falls sie in weitgehendem Maße der primitiven Hautatmung treu bleiben, sorgen reichliche Sekrete der Hautdrüsen, — im übrigen häufige Bäder, bei deren Unterlassung die Tiere binnen wenig Stunden oder Tagen verschrumpfen, oder ständiger Aufenthalt im Nassen für das Schlüpfrigbleiben der atmenden Oberfläche: so die Erdwürmer, Landschnecken und Amphibien; unter letzteren sind einige Molche (z. B. Spelerpes) tatsächlich lungenlos, und die anderen (z. B. Frösche) leben nach Herausnahme der Lungen weiter, als sei nichts geschehen. Die übrigen Landtiere aber, besonders solche, wo Schutzdecken der Haut (Haare, Federn, Schuppen, Knochen- und Hornpanzer) ihren ungehemmten Verkehr mit der Atmosphäre ausschließen, müssen ihr Atmungsorgan, das sonst recht eigentlich Außenfläche sein sollte, nach innen verlegen. In dieser minder günstigen Position kann es seiner Aufgabe nur durch abermalige Erhöhung und — wegen Platzmangels — gesteigerte Ausnützung der Oberfläche gerecht werden. In den verschiedenen luftatmenden Tiergruppen ist dieses Erfordernis in verschiedener Weise verwirklicht:

Bei den Lungenschnecken dient einfach die Innenwandung der „Mantelhöhle", reich mit Gefäßen versehen, größtenteils als „Lunge". — Bei den Insekten, Tausendfüßlern und Spinnen tut es ein Röhrensystem, das an paarige Haupt- und Längsstämme zahlreiche verästelte Querstämme anschließt, deren Endzweige jedes Organ und Gewebe umspinnen. Kurze, gröbere Querstämme führen links und rechts zu Öffnungen an den Hinterleibsflanken, zu den „Stigmen". Dies „Tracheensystem" ist nicht, wie die Kiemen, durch Ausstülpung, sondern durch Einstülpung von Hautduplikaturen entstanden; die äußere Haut setzt sich in die Röhren fort, innerhalb der Hauptstämme sogar einschließlich der von der Haut abgesonderten Chitindecke. So kommt es, daß Tracheentiere, die sich häuten, auch die Haut der Tracheenstämme wechseln, die dann an den Stigmen der abzustreifenden Haut hängen bleibt und in Form weißer, spiralig gedrehter Streifen aus den Stigmen der neugebildeten Haut hervorgezogen wird. Bei den Spinnen funktionieren außer gewöhnlichen, röhrigen Tracheen die „Fächerlungen": es sind zwei Tracheengruppen, in je einer mit schlitzförmigem Stigma versehenen Kammer auf der Unterseite des Hinterleibes gelegen, durch Abflachung blatt- statt röhrenförmig gestaltet und fächerförmig angeordnet. — Bei den Wirbeltieren endlich sehen wir als Ausstülpung des Darmes, später durch ein eigenes Rohr (Luftröhre) mit der Rachenhöhle in direkter Verbindung, die Lungen in Gebrauch genommen, die aus der Schwimmblase der Fische durch Funktionswechsel dem respiratorischen Dienst erobert wurden. Bei wasserlebenden Amphibien, die außerdem noch durch äußere Kiemen atmen (Larvenformen, Kiemenlurche), ein doppelter (linker, rechter Lungenflügel), sonst glattwandiger

Sack, bilden sich bei landlebenden Amphibien an dessen innerer Wand Falten; diese trennen wabenförmige Räume ab, die sich ihrerseits falten und abermals in Waben sondern. Durch weitgehendes Fortschreiten dieses Prozesses entstehen schließlich die traubenförmig aus zahlreichen Lungenbläschen („Alveolen") angeordneten Lungenläppchen in der Säugetierlunge. Wie weit die Raumausnützung und damit die innere Oberflächenvergrößerung hier gediehen ist, kann man daran ermessen, daß die atmende Fläche der menschlichen Lunge auf 90 qm geschätzt wird.

Die Verwendung des mit so ungeheurer Oberflächenenergie aufgenommenen Sauerstoffes ist uns schon bekannt: er dient zur Oxydierung der Abbauprodukte in den Gewebezellen. Die Oxyde verlassen dann (bei Tieren) als Harn die Niere bzw. Harnblase, als Kohlensäure und Wasser in Dampfform die Lunge, Kieme oder Trachee, als Wasser in gasförmiger und Tropfenform die Poren der Haut. Soweit sie sich anderer Ausgangspforten als der Atmungswerkzeuge bedienen, zählt man ihre Ausscheidung den Exkretionen zu; soweit die Oxyde an denselben Stätten den Leib verlassen, wo der zu ihrer Verbrennung nötige Sauerstoff Einlaß fand, rechnet man ihre Entfernung zur Respiration. Bei Pflanzen fallen die Exkretionen großenteils, die Harnexkretion ganz weg, — es verbleibt der Respirationsprozeß in gleicher Gestalt wie bei Tieren: Einatmung von Sauerstoff, Ausatmung von Kohlensäure, nebst Transpiration von Wasser.

4. Der Stoffaustausch zwischen Tieren und Pflanzen

Man hört oft sagen, bei den Pflanzen verlaufe die Atmung umgekehrt wie bei den Tieren: diese atmen Sauerstoff ein, Kohlensäure aus, — jene Sauerstoff aus, Kohlensäure ein. Indes der letztgenannte Prozeß, den wir schon kennen, ist keine Atmung, sondern Ernährung (Kohlensäure-Assimilation). Die wirkliche Atmung der Pflanze verläuft in ihren Endresultaten genau so wie die der Tiere. Woher rührt es aber dann, daß in der Luft eines abgeschlossenen Raumes, worin sich fast nur Pflanzen befinden (etwa in einem gut abgedichteten Gewächshaus), bei Tage eine Abnahme an Kohlensäure und eine Zunahme an Sauerstoff festzustellen ist, und daß, wenn solch geschlossenen Raum in richtigem Verhältnis auch Tiere beleben (z. B. in einem Aquarium), die Mengen des Sauerstoffes und der Kohlensäure dieselben bleiben? Die Ursache hierfür ist darin zu suchen, daß im gesamten Stoffwechsel der Pflanze der Assimilationsvorgang, solange volles Tageslicht Zutritt hat, den Respirationsvorgang überbietet, d. h. es wird mehr Kohlensäure zu Nahrungszwecken verbraucht, als zu Atmungszwecken ausgehaucht; und es wird mehr Sauerstoff als Dissimilationsprodukt ausgeschieden, weniger zur Herstellung von Oxydationsprodukten aufgenommen. Der von den Pflanzen an die Luft zurückgegebene Sauerstoff wird jedoch vom Tiere gierig eingeatmet, — es verbrennt damit einen Teil des Kohlenstoffgehaltes seiner Gewebe, der nun

als Kohlendioxyd den Tierkörper wieder verläßt. Deshalb stehen tierischer und pflanzlicher Stoffwechsel in enger Wechselwirkung, — tierische Atmung und pflanzliche Ernährung ergänzen einander; bei entsprechender Verteilung von Tier- und Pflanzenleben stehen diese Prozesse im Gleichgewicht.

In dem Maße, als das Tageslicht abnimmt, schwindet auch das Übergewicht der Sauerstoff- über die Kohlensäureproduktion im vegetabilischen Stoffwechsel; es kommt ein Augenblick in der Dämmerung, wo beide Vorgänge sich die Wagschale halten, so daß dieselbe Pflanze weder den Sauerstoff- noch den Kohlesäuregehalt der Atmosphäre verändert, bis endlich in Nacht und Dunkelheit auch die Pflanze (gleich dem Tier) Sauerstoff nur konsumiert und nur Kohlensäure produziert. Man spricht deshalb vom zweizeitigen Stoffwechsel der Pflanzen. Auf die Frage, warum die Pflanze nur bei Tageslicht Kohlensäure zu spalten vermag, läßt sich eine biologische und eine physikalisch-energetische Antwort geben.



Abb. 17. Vergeilung (Etiolment) bei einem Senfsämling (Sinapis alba), der im Finsteren gezogen war (E); daneben (N) ein normaler, am Licht gezogener Sämling derselben Pflanze und vom gleichen Alter.
(Nach Strasburger, Noll, Schenck und Schimper.)

Die erste findet ihre Erledigung in der Tatsache, daß viele organische Farbstoffe auf die Dauer nur bei Licht entwickelt und erhalten werden können: wir sehen Höhlen-, Holz- und Rindentiere, ebenso Erdbewohner, falls sie sich ständig unter der Erde aufhalten (z. B. Engerlinge und andere Insektenlarven), und Eingeweideschmarotzer ohne Pigment einhergehen; wir sehen auch das Pigment solcher Tiere, die wir künstlich in vollkommene Finsternis einschließen, langsam zugrunde gehen. Davon macht das Blattgrün der Pflanzen, die Stätte der Kohlensäureassimilation, keine Ausnahme. Im Dunkeln entsteht es (von einigen Ausnahmen abgesehen, z. B. den Nadelholzkeimlingen) nicht: keimende Pflanzen ergrünen nicht früher, als bis sie sich durch die Erdscholle zum Licht emporgearbeitet haben. Treffen sie es nicht an, wie im Keller keimende Kartoffeln, so entsenden sie dünne, farblose Triebe, die lang dahinkriechen, um vielleicht doch noch irgendwo die lebenspendenden Strahlen zu erreichen. Im Dunkeln wird aber bereits entstandenes Blattgrün auch wieder zerstört, und solange es noch vorhanden ist, assimiliert es nicht; im finsteren Winkel stehende Zimmerpflanzen verbleichen („Etiolment" oder Vergeilung, Abb. 17). Die Dunkelheit wirkt als Reiz, der die dem Licht abgewandten Triebe stärker wachsen heißt als die ihm zugewandten: so muß zwar, wenn jene größer werden als diese, eine Krümmung zum Licht (phototropische Krümmung, vgl. S. 67) stattfinden; aber das kann, wenn der Krümmungszweck nicht schließlich erreicht und genügende Belichtung gefunden wird, nur unter Raubbau

an lebender Substanz vonstatten gehen, denn im Dunkeln wird ja keine neue Pflanzensubstanz gebildet. Unsere biologische Antwort auf die Frage, warum die grüne Pflanze nur bei Licht assimiliert, findet ihre tiefere Begründung in dem schon erwähnten Verhalten mancher Bakterien, die ebenfalls Kohlensäure spalten, obwohl sie kein Chlorophyll besitzen. Entweder aber besitzen sie einen anderen, gleichwertigen Farbstoff (Purpurbakterien), — und dann bedürfen sie geradesogut des Lichtes, sind denn auch in hohem Grade positiv phototaktisch; oder sie besitzen keinen solchen Farbstoff und spalten die Kohlensäure auch im Finstern, — dann bedienen sie sich hierzu einer anderen Kraftquelle, so der Oxydation von Stickstoff und stickstoffhältigen Verbindungen, die Schwefelbakterien der Oxydation des Schwefels und schwefelhältiger Verbindungen.

Die energetische Antwort darauf, weshalb Blattgrün nur im Sonnenlicht arbeitet, ist durch die im vorausgehenden Satze eigentlich schon vorweg genommene Erklärung zu geben, wie das Licht als Kraftquelle verwertet wird, um die bei Zerlegung der Kohlensäure in Kohlenstoff und Sauerstoff nötige Arbeit zu leisten. Die Schwingungen des Sonnenäthers repräsentieren eine lebendige Kraft (Bewegungs- oder aktuelle Energie), die durch den analytischen Zerlegungsvorgang in Spannkraft (Lage- oder potentielle Energie) umgewandelt, und wobei deren Wärme (molekulare Bewegung) ebenfalls gebunden wird: endothermischer Prozeß. Diejenige Arbeit dagegen, die nötig ist, um bei der Atmung den Sauerstoff auf synthetischem Wege wieder mit dem Kohlenstoff zu Kohlensäure zu vereinigen, verwandelt aufgespeicherte Spannkräfte in Bewegungskräfte zurück und gibt Wärme frei: exothermischer Prozeß. Die mit Wärmeproduktion und Dissimilationen einhergehenden Erregungs-, Bewegungs- und Wachstumsvorgänge der Lebewesen sind exothermischer Beschaffenheit und beherrschen den vorwiegend analytischen Lebensprozeß der Tiere; die mit Wärmebindung und Assimilationen einhergehenden Lebensprozesse der Pflanzen dagegen sind vorwiegend synthetisch und endothermisch. So bildet die Pflanzendecke der Erde und die sie besiedelnde Tierwelt zusammen eine einzige, die größte Lebensgemeinschaft: es tritt jenes Moment ins Spiel, das wir als gegenseitige Hilfe bezeichnen und neben seinem Widerspiel, dem Kampf ums Dasein, als Quelle aller Mannigfaltigkeit der organischen Erscheinungen, als Ursache der wunderbaren Entwicklungshöhe erkennen, die von den Organismen bis heute erreicht worden ist.

Literatur über Stoffwechsel:

Abderhalden, E., „Lehrbuch der physiologischen Chemie". Neue Auflage. Wien, Urban & Schwarzenberg, 1913.

Bayliß, W., „Das Wesen der Enzymwirkung". Deutsch von K. Schorr. Dresden, Steinkopff, 1914.

Burgerstein, A., „Die Transpiration der Pflanzen". Jena, G. Fischer, 1904.

Czapek, F., „Biochemie der Pflanzen". 2. Aufl. Jena, G. Fischer, 1913.

Dungern, E. v., „Die Antikörper". Jena, G. Fischer, 1903.

Fürth, O. v., „Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere". Jena, G. Fischer, 1903.

Fürth, O. v., „Probleme der physiologischen und pathologischen Chemie". Leipzig, F. C. W. Vogel, 1912.

Haberlandt, G., „Physiologische Pflanzenanatomie". 3. Aufl. Leipzig 1904.

Hirth, Georg, „Der elektrochemische Betrieb der Organismen". 4. Aufl. München 1911.

Keeble, F., „Plant-animals. A study in symbiosis". Cambridge, University Press, 1910.

Linden, M., Gräfin v., „Die Assimilationstätigkeit bei Puppen und Raupen von Schmetterlingen". Archiv für Anatomie und Physiologie, Physiologische Abteilung, 1906 S. 1—108, 1907 S. 162—208.

Mac Dougal, D. T., „The influence of light and darkness upon growth and development". Neuyork 1903.

Molisch, H., „Mikrochemie der Pflanzen". Jena, G. Fischer, 1913.

Nathanson, A., „Der Stoffwechsel der Pflanzen". Leipzig, Quelle & Meyer, 1910.

Oppenheimer, C., „Handbuch der Biochemie des Menschen und der Tiere". Jena 1909.

Pütter, Aug., „Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer".

Sachs, J., „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie". 2. Aufl. Leipzig, W. Engelmann, 1887.

Weimarn, P. P. v., „Zur Lehre von den Zuständen der Materie". Dresden und Leipzig, Th. Steinkopff, 1914.

Wiesner, J. v., „Der Lichtgenuß der Pflanzen". Leipzig, W. Engelmann, 1907.

Winterstein, H, „Handbuch der vergleichenden Physiologie". Jena, G. Fischer, 1914.

(Vgl. auch die Schriften von Bechhold, Grafe, Krompecher, Neumeister und Pauli im II. Kap. über „Leben und Tod", von Pfeffer im III. Kap. über „Reizbarkeit", von Friedenthal und Rubner im VI. Kap. über „Wachstum", von Biedl im VII. Kap. über „Entwicklung", von Jost, Kammerer (Ursprung) und Loeb im VIII. Kap. über „Zeugung und Vermehrung", von Hatschek im IX. Kap. über „Vererbung", von Graff, Kammerer (Genossenschaften), Nuttal und Pringsheim im X. Kap. über „Abstammung".)

VI. Wachstum (Ontogenese)

1. Normale Größenzunahme

In seinen Vorlesungen über „Allgemeine Biologie" sagt Hatschek ungefähr folgendes: Es ist vielleicht *ein* Phänomen als das eigentliche Grundphänomen, als Ausgangspunkt aller anderen Lebensphänomene zu bezeichnen: das *Assimilationswachstum*, — die Aufnahme fremder Substanzen, die der lebendigen Substanz bis dahin nicht angehörten, und ihre Einfügung in den eigenen molekularen Bau. Das Molekül des Nahrungsstoffes wird verändert, — seine Atome erfahren eine derartig neue Anordnung, daß daraus neue lebendige Moleküle werden; aber auch das Molekül des Lebensstoffes wird verändert, nach dem universalen Gesetze, daß jede Aktion von entsprechender Reaktion begleitet sein muß, — nur ist die Veränderung des Nahrungsmoleküles dauernd, die des Biomoleküles kehrt in rhythmischer Folge zum Anfangszustand zurück. An der lebenden Substanz sind ja noch andere Prozesse, also noch andere an ihr ablaufende Veränderungen zu beobachten; die allerersten Organismen jedoch besaßen vielleicht einzig den grundlegenden Prozeß des Assimilationswachstums, wovon die übrigen Lebenserscheinungen nur Ableitungen und Komplikationen wären.

Bezeichnen wir ein wachsendes, assimilierendes Molekül der lebenden Substanz mit bM, und zwar seinen Zustand bei Beginn der Beobachtung mit bM_1; ein Nahrungsmolekül mit aM, — so können wir den Wachstumsvorgang durch folgende *Formel* versinnlichen:

$$bM_1 + aM = bM_2$$
$$bM_2 + aM = bM_3$$
$$\ldots\ldots\ldots$$
$$bM_{n-1} + aM = bM_n$$
$$bM_n = 2\,bM_1.$$

Das anfängliche Biomolekül bM_1 wächst und verändert sich durch Verbindung mit dem Nahrungsmolekül immer mehr, es entstehen daraus die Biomoleküle bM_2, bM_3 usw., endlich bM_n, welches die doppelte Anzahl von Atomen enthält wie bM_1 und nach Erreichung dieser Verdopplung in zwei Moleküle des Ausgangsproduktes bM_1 zerfällt. Doch bedarf die Endgleichung einer Korrektur: ehe die dem Zerfall des Biomoleküls notwendig voraufgegangene Verdopplung eintritt, muß das Molekül etwas mehr geleistet haben als den Zuwachs aufs Zweifache; damit es nämlich diese Arbeit leisten konnte, mußte es einen Teil seiner Substanz oxydieren, und dieses Dissimilationsprodukt (d) ist derjenigen

Seite der Gleichung noch hinzuzufügen, wo die Gesamtleistung des auf doppelten Umfang herangewachsenen Moleküles bM_n erscheint:

$$bM_n = 2\ bM_1 + d.$$

Das Grundphänomen des Lebens, das Assimilationswachstum, bestünde danach in einer rhythmischen Veränderung des molekularen Zustandes der Lebenssubstanz; einer Veränderung, die mit Bindung von Nahrung und Verdopplung der Molekülgröße einhergeht, welch letztere von Verdopplung der Molekülzahl gefolgt ist. Bei jeder Spaltung des Moleküls wird ihm ein Teil seiner Substanz als Oxydationsprodukt entfremdet. In dieser Vorstellung des molekularen Wachstumsvorganges ist der Eigentümlichkeit Rechnung getragen, daß die lebende Substanz nicht von stetig gleicher Beschaffenheit, sondern im Gegenteile fortwährender Veränderung unterworfen ist; jedoch unbeschadet einer Kontinuität, die unter gleichbleibenden Bedingungen eine ständige Rückkehr zum Anfangszustande gewährleistet.

Diese theoretische Erklärung Hatscheks vom Assimilations- und Wachstumsvorgang, die unser gegenwärtiges Kapitel aufs engste mit dem vorigen verknüpft, findet ihre gute Begründung in unserer Erfahrung über die Zellteilungsphänomene: das Heranwachsen einer Zelle, bis sie doppelt so groß ist als gleich nach der vorigen Teilung, und dann ihre abermalige Teilung mit nochmaligem Wachstum bis zur Teilungsgröße spiegelt genau jenen Vorgang wieder, den man von den kleinsten lebenstätigen Komponenten der lebenden Zelle, den Biomolekülen, annehmen muß; und ebenso finden sich, wie vorausgeschickt sein mag, am vielzellig zusammengesetzten Lebewesen Wachstumsprozesse, die wieder eine gehäufte Wiederholung ihrer elementaren Bausteine, der Zellen, darstellen. Das Wachstum, mag es sich an einem Vielzeller, Einzeller oder molekularen Zellbruchstück vollziehen, bietet stets das Bild einer fortschreitenden Veränderung (Entwicklung, Differenzierung), einer schließlich gewonnenen Verdopplung und damit Rückkehr zum Ursprungszustand, der zugleich Ausgangszustand ist für eine Erneuerung des Zyklus.

Daß die Zellsubstanz, um damit zu beginnen, zwischen zwei Teilungen (während eines Teilungsintervalles) nicht etwa gleichbleibt und nur an gleichförmiger Masse gewinnt, geht aus unserer gegenwärtigen Kenntnis von den Ursachen der Teilungserscheinungen unzweifelhaft hervor. Wir wissen, daß sich in der Nähe des „Zentralkörperchens" (S. 36) ein verhältnismäßig dünnflüssiges Plasma („Enchylemma") ansammelt, welches vom übrigen Zelleib ausgeschieden wird; unter dem Einfluß des Flüssigkeitsentzuges färbt sich diese Region dunkler, und zahlreiche Körnchen treten darin auf. Ferner kennen wir stoffliche Unterschiede von Zelleib und Zellkern: das stoffliche Gleichgewicht (R. Hertwigs „Kern-Plasma-Relation") zwischen diesen beiden Hauptbestandteilen der Zelle verändert sich nun aber im Teilungsintervall: die Oberfläche des Kernes, woselbst er mit dem Zelleib in

Verkehr steht, vergrößert sich bloß in der zweiten, die Masse des Zellplasmas in der dritten Potenz: die Möglichkeit wechselseitigen Stoffaustausches wird dadurch für den Kern ungünstiger, es kommt zur „Kern-Plasma-Spannung" (Hertwig), bis durch Teilung die normale Kernplasmarelation wieder hergestellt ist. — Auf Grund von Versuchen an unorganischen Modellen (Öltropfen in Seifenhülle) spricht Robertson die Vermutung aus, daß in der Zelle bei Bildung der Kernsubstanzen Cholinseifen entstehen, die vom Äquator gegen die Pole strömen, wodurch in der Äquatorialgegend eine Erniedrigung der Oberflächenspannung Platz greift, die zum Einschneiden der Teilungsebene führt. Blieb zwar diese besondere Erklärung des Teilungsmechanismus nicht unwidersprochen, so darf doch ein allen Wahrnehmungen gemeinsames Ergebnis feststehen: dem schließlichen Verlust der die Zelle zusammenhaltenden Kräfte gehen chemische Veränderungen voraus. Demgegenüber müssen rein physikalische Erklärungsversuche, wie der Vergleich der Teilungsfiguren mit elektrischen und magnetischen Kraftfeldern (die aber ungleichpolig, während die Teilungsbewegung gleichpolig ist), durchaus versagen. — —

Die Urwesen, welche nur aus einer Zelle bestehen und sich durch deren Teilung fortpflanzen, beschränken ihr Wachstum darauf, von jeder Teilung bis zur nächsten die Größe jener einzigen Leibeszelle auf das anfängliche Maß zu erhöhen bzw. zurückzubringen, oder — was aufs selbe herauskommt — die ihnen unmittelbar nach einer Teilung verbliebene Masse zu verdoppeln. Die Tochterzellen wachsen so lange, bis sie ebenso groß geworden sind wie die Mutterzelle, da diese sich teilte; nun teilen jene sich selbst, und die Enkelzellen wachsen zur Ursprungsgröße heran usw. Das Körperwachstum ist also hier nur Zellenwachstum, die Endgröße der einzelnen Zelle bleibt gleich. Dies wurde nicht bloß seit jeher schätzungsweise, sondern durch genaue Messungen an Aufgußtierchen (Frontonia, Paramaecium) und Kreidetierchen (Triloculina usw.) bestätigt (Regel der „fixen Zellgröße"). — Würde man nach einer Reihe von Teilungen die aus einer Anfangszelle entstandene Urtierchenbevölkerung einfangen, ihr gemeinsames Volumen und Gewicht bestimmen, so müßte das Resultat ein Vielfaches der Stammzelle sein, das durch die Zahl inzwischen absolvierter Teilungsschritte bestimmt wäre: Rauminhalt und Gewicht betragen nach der 1. Teilung das Doppelte, nach der 2. Teilung das Vierfache, nach der dritten das Acht-, nach der vierten das Sechszehnfache des Anfangsvolumens und -Gewichtes. Weiter ist folgendes leicht einzusehen: wenn alle Zellindividuen der Urwesenpopulation gleichviel Nahrung haben und auch sonst unter gleichen Bedingungen leben, die ihnen gestatten, das Nahrungsquantum auch gleichgut zu assimilieren, so ist kein Grund vorhanden, weshalb nicht der Moment, da sich die Teilung vollzieht, bei allen gleichzeitig eintreten sollte, mögen sie sich inzwischen noch so weit voneinander entfernt haben (Regel der „synchronen Zellteilung").

Diese relativ einfachen Verhältnisse sind fast uneingeschränkt auf das Wachstum der vielzelligen Lebewesen übertragbar. Sie beginnen ihr Dasein gleich einer Urwesenbevölkerung mit einer einzigen Zelle (Stamm- oder Keimzelle); unterscheiden sich aber dann von den Einzellern hauptsächlich dadurch, daß die sich teilenden Zellen nicht auseinanderweichen und als selbständige Zellindividuen einsam weiterleben, sondern trotz Durchschnürung bleiben sie aneinander haften, — die Teilung (Zerschneidung) wird zur bloßen „Furchung" (Einschneidung) des sich entwickelnden Vielzellerkeimes. Die Forderung streng gleichmäßiger Bedingungen, die erfüllt sein müssen, wenn die Teilungsschritte überall gleichzeitig erfolgen sollen, erscheint wenigstens in den ersten Furchungsstadien auf fast ideale Weise befriedigt: denn wo sollten sie besser ausgeglichen sein, als im engen Rahmen eines gegen die Außenwelt abgeschlossenen Eies? So wird denn auch aus dem Zweizellenstadium mit einem Schlage das Vierzellenstadium, aus diesem augenblicks das Acht-, Sechzehn- und Zweiunddreißigzellenstadium, — ein Verhalten, das fürs Verstehen der messenden Ergebnisse über Wachstum von größter Bedeutung ist.

Wir entnehmen schon dem jetzt Gesagten, daß das Wachstum des Vielzellers zu keiner Zeit so zustande kommt, daß jede der ihn zusammensetzenden Zellen für sich weiterwächst; die Größenzunahme des vielzelligen Organismus beruht nicht nur auf Zellenwachstum, sondern auf Zellvermehrung. Dabei wird die Regel der fixen Zellgröße auf folgende Art modifiziert, im Endresultat aber doch befolgt: die Furchungszellen, ja selbst Zellen embryonaler Gewebe nach demjenigen Entwicklungsabschnitt, den man im engeren Sinne die „Furchung" nennt (vgl. das nächste Kapitel, „Entwicklung", S. 144), bleiben zunächst kleiner als die Eizelle, die den Ausgang der Entwicklung bildete. Ein Maulbeer-, Blasen- oder Becherstadium (S. 146), worin vielleicht 5 bis 8 Teilungsschritte vollendet, die Zellen demgemäß auf 32 bis 256 angewachsen sind, erscheint noch immer kaum größer als das ungefurchte Ei und ist oft genug noch in derselben Hülle eingeschlossen. Erst nach Sprengung der Eihülle dehnt sich jede Zelle, bis sie ebenso groß geworden ist, wie die entsprechende Zelle im Körper des Mutterorganismus gewesen war. Damit ist nicht gesagt, daß jede Zelle jetzt nachträglich mit der Eizelle und daß überhaupt alle Körperzellen untereinander übereinstimmen; nur insoferne ergibt sich eine fixe Zellgröße, als gleichartige Zellen gleicher Stadien bei verschiedenen Exemplaren derselben Art wirklich gleichgroß sind. So ist die Länge der roten Blutzellen beim Grasfrosch durchaus konstant (Pearson), der Linsenfasern großer und kleiner Hunde kaum verschieden (Rabl), die Zellen in der Zungenschleimhaut eines Riesen nicht größer als bei normal gewachsenen Menschen (Boveri). — Zwischen ungleichartigen Zellen, also solchen, die verschiedenen Geweben angehören, ergeben sich dagegen beträchtliche Größendifferenzen. Man muß hier in Rechnung ziehen, daß das Wachstum nicht reine, gleichmäßige Größenzunahme, sondern zugleich Entwicklung mit Arbeitsteilung (Differenzierung)

ist; sonst wäre ja jeder Organismus nur ein regelloser Klumpen von Zellen und kein planvoller Bau von Geweben, die sich wechselseitig ergänzen. So sind die weiblichen Keim- und die Ganglienzellen bedeutend größer, die männlichen Keimzellen und die Hautzellen kleiner als viele andere Zellgattungen. Überragende Zellgröße stellt sich namentlich bei solchen ein, die sich nach vollendeter Differenzierung nicht mehr weiter teilen, wohl aber für sich noch weiter wachsen, in bestimmter Proportion zum Gesamtkörper: je größer eine Art, desto größer werden ihre Eier und Ganglienzellen. Das entsprechend Umgekehrte gilt von untergeordneten Zellgrößen: sie sind die Folge dauernd beibehaltener Teilungen oder eines rascheren Teilungstempos; je kleiner eine Art, desto kleiner ihre Samen- und Hautzellen. Sehr große Zellen lassen aber bei alledem schon für unsere Beobachtungsmittel erkennen, daß der Satz von der fixen Zellgröße auch nur approximativ genommen werden darf: Eier (z. B. Hühnereier, wie jedermann weiß) zeigen schon dem unbewaffneten Auge ihre variable Größe; und es steht fest, daß ungleich große Eier, ebenso Pflanzensamenknospen, später entsprechend ungleich große Tiere und Pflanzen zu liefern geneigt sind.

Im gegenwärtigen Kapitel betrachten wir das Wachstum nur vom Standpunkt der Größenschwankung; überlassen es dem folgenden, über die damit einhergehenden Entwicklungs- und Differenzierungsvorgänge zu unterrichten. Die brauchbarsten Objekte für Wachstumsuntersuchungen sind solche Lebewesen, die ihre festen, nicht mehr lebenstätigen Bestandteile (verhornte Oberhaut, äußere Skelette) regelmäßig abwerfen, sobald sie ihnen zu eng geworden. Hier hat sich in mehreren Fällen herausgestellt, daß von einer solchen „Häutung" zur anderen das Gewicht sich verdoppelt und eine bestimmte Längendimension sich um 1,26, bezogen auf die beim vorigen Stadium gemessene Strecke, vergrößert. Diese Zahl ist die Kubikwurzel aus 2; das Ergebnis besagt daher, daß bei Mitberücksichtigung der Breiten- und Höhendimension und Berechnung des Volumens auch der Rauminhalt des gemessenen Teiles sich von Häutung zu Häutung als verdoppelt kundgibt. Auch die abgeworfenen Häute sind bei jeder folgenden Häutung doppelt so schwer als bei der vorangehenden, und ihre Längenzunahme entspricht der dritten Wurzel aus 2. Daraus läßt sich schließen, daß in solch ideal regelmäßigen Fällen (z. B. Fangheuschrecke nach Przibram-Megusar) der Hautabwurf allemal erfolgt, sobald ungefähr jede Zelle des ganzen Körpers wieder auf ihr Maximalmaß herangewachsen ist und sich einmal geteilt hat. Danach wäre die Gleichzeitigkeit der Teilungen bei späteren Wachstumsstadien des Vielzellers wenigstens insoweit erhalten geblieben, als sämtliche Teilungen mit gewissen Ausnahmen (Ganglien nach Sztern) innerhalb eines bestimmt begrenzten Wachstumsintervalles stattfinden müssen, worauf fast sämtliche Zellen auf eine Weile wieder in den Ruhestand zurückkehren.

Wenn irgendwo, so darf hier behauptet werden, die Ausnahmen bestätigen die Regel. Es kommt vor, daß eine Häutung unter-

bleibt: dann verläßt das Exemplar die nächste Häutung mit vervierfachtem Gewicht und Volumen. Was bei Insekten mit „unvollkommener Verwandlung" (ohne Puppenruhe) nur individuelle Abweichung ist, wird bei Insekten mit „vollkommener Verwandlung" (mit Puppenstadium) zum Gesetz: die Zahl der Häutungen ist beschränkt, und die Zunahmen erfolgen nun in Potenzen von 2; beispielsweise beim Maulbeerspinner vom Ausschlüpfen der Raupe aus dem Ei bis zum Auskriechen des Schmetterlings aus dem Puppenkokon in der 4., 3., 2., 2. und 1. Potenz, so daß von der ersten Häutung zur nächsten von jeder Zelle 4 Teilungsschritte, bis zur nächstfolgenden 3 Schritte usw. zurückgelegt wurden, was der gleichen Häutungszahl bei Fangheuschrecken entspräche (nach Luciani und Lo Monaco berechnet von Przibram).

Andere scheinbare Ausnahmen klären sich dadurch auf, daß die Dimensionen eines gemessenen Körperteiles ungleichmäßig zunehmen, z. B. die Breite stärker als die Länge; dann wird natürlich bei ausschließlicher Berücksichtigung der Länge eine kleinere, der Breite eine größere Zahl herauskommen als 1,26. So bei Verwandlung der hochrückigen Krabbenlarve (Zoëa) in die fertige, flachrückige Krabbe für die Panzerlänge 1,20, für die Breite 1,31. — Nicht nur, wenn ein und derselbe Körperteil in seinen Raumdimensionen unproportional zunimmt, sondern auch, wenn verschiedene Körperteile ungleichmäßig wachsen, bleibt dies nicht ohne Einfluß auf die Messung; sogar wenn diese sich auf ganz entfernte Teile bezieht. So wird beim Hummer von einem bestimmten Stadium an die eine (Knoten- oder Knackschere, S. 90 und S. 131) bedeutend größer als die andere (Zähnchen- oder Zwickschere): in dieser Periode beträgt der Gesamtzuwachs nur 1,13; der des unbeweglichen Knackscherengliedes 1,37, — der des entsprechenden Zwickscherengliedes 1,22 (Herrick). Dies Ergebnis mag gleich als Vorausnahme der Tatsache gelten, daß mit Verfolgung des Gesamtkörperwachstums allein wenig gewonnen ist; denn jedes Organ hat nebenbei sein eigenes Wachstum (Kellicott), gleichwie auch jede Zelle und jedes Biomolekül selbständig wächst: im zusammengesetzten Organismus stehen alle diese, bis zu einem gewissen Grad sogar voneinander unabhängigen Teilzunahmen, wie das Beispiel des Hummers zeigte, auch wieder in gegenseitigem Konnex und unter wechselseitigem Einfluß.

Lebewesen, die ihre harten, toten Stützsubstanzen nicht abwerfen, sondern im Wachstumsverlauf als „Ballast" anhäufen, müssen die Gewichtsverdopplung früher erreichen als die Verdopplung der Zellenzahl. Auch für den Wassergehalt der Gewebe, der beim Wachstum stark beteiligt ist, bleibt Anwesenheit nicht mehr selbstlebender Absonderungsprodukte („Apoplasmen") keineswegs gleichgültig: im allgemeinen ist der Wassergehalt etwa ebenso konstant wie die Zellgröße; er ist direkt proportional der Plasmamenge, geht daher der Plasmazunahme parallel. Daraus ergibt sich, daß Bereicherung der Trockensubstanz bei Anhäufung festen Ballasts eine Abnahme, nach seinem Abwurf eine Zunahme des

Wassergehaltes vortäuschen muß: tatsächlich trifft ersteres z. B. beim Hühnerembryo und Frosch (Kaulquappen 90%, verwandelte Frösche 77% Wasser), letzteres bei Krabben zu, während Wassergehalt und kohlenstofffreie Asche inmitten der Häutungsperioden bei Seidenspinnerraupen durchweg fast gleich waren.

2. Vor- und rückschreitendes Wachstum (Evolution und Involution)

Die zu Eingang dieses Kapitels gegebene Formel für Wachstumsassimilation $bM_n = 2\ bM_1 + d$, wo bM_1 ein Biomolekül zu Anfang des Assimilationsprozesses, bM_n ein Biomolekül nach Aufnahme von n Nahrungsmolekülen und Verdopplung der Anfangsgröße, d das Dissimilationsprodukt darstellen, — diese Formel ließ bereits erkennen, daß ein mit Größenzunahme einhergehendes Wachstum mehr leisten muß als bloßes An- und Einfügen lebendiger Substanz; es muß nämlich außerdem immer für die inzwischen zerfallene Substanz Ersatz leisten. Beim Wachstum einer Zelle bedeutet es Ersatz zugrunde gegangener Zellstoffe und Zellfragmente; beim Wachstum eines vielzelligen Organismus bedeutet es das Zugrundegehen ganzer Zellen und Zellkomplexe, von denen wir ja wissen, daß sie eine sehr begrenzte Lebensdauer haben, die nur einen geringen Bruchteil der Dauer beträgt, während welcher der ganze Organismus am Leben bleibt. Der fortwährende Abbau bringt es mit sich, daß nach einiger Zeit die gesamte Masse, woraus ein Lebewesen besteht, ausgetauscht ist: das Keimmaterial, womit es sein Dasein begann, ist gar bald durch Material ersetzt, das während des individuellen Lebens assimiliert wurde; und wir haben guten Grund zur Annahme, daß dies bei langlebigen Organismen zwischen Geburt und Tod viele Male geschieht. Denjenigen Anteil des Wachstums, der im Wiederaufbau verbrauchter Plasmen besteht, nennt man Ersatzwachstum oder Regeneration.

In einem stetig wachsenden Gewebe merken wir nicht viel von diesem Prozeß: der Ersatz sterbender Zellen und Zellelemente vollzieht sich unmerklich. Auch einem Organ oder Körper, der seine Größenzunahme eingestellt hat, ist nicht ohne weiteres anzusehen, ob der Wachstumsprozeß nahezu aufgehört (z. B. Gehirn des erwachsenen Menschen) oder ob er sich nur so weit verlangsamt hat, daß der Ersatz dem Verlust gerade entspricht. Ein deutliches Bild stattfindenden Zerfalles gewinnt man erst, wenn das Wachstumtempo noch weiter herabgesetzt ist, so daß weniger Zellen neu entstehen als zugrunde gehen. Es kommt dann zu rückläufigem Wachstum mit Größenabnahme (Involution), das noch keineswegs auf Stillstand der Zellteilungen zu beruhen braucht, sondern sich vom fortschreitenden Wachstum mit Größenzunahme (Evolution) zunächst nur durch deren passive Bilanz unterscheidet. Derartige Zustände treten bei normaler Abnahme der zellulären Lebens- und Teilungsfähigkeit ein (Alters- oder senile Involution); aber

auch unter abnorm ungünstigen Bedingungen, wie sie besonders von Krankheiten (pathologische und degenerative Involution) sowie von äußeren Faktoren geliefert werden, die dann in durchaus unspezifischer Weise das Kleinerwerden beherrschen: beispielsweise gibt es sowohl eine Hitze- als eine Kälteinvolution. Oft ist es nicht unmittelbar der klimatische Faktor, der bei provisorischem oder definitivem Überleben des gesamten Zellkomplexes ein häufigeres Zugrundegehen von Zellen und als äußerlich sichtbare Folge davon eine Körperverkleinerung bedingt; sondern die äußeren Verhältnisse gestatten dem Organismus nur nicht, sich ausreichend mit Nahrung zu versorgen. Ist der Größenrückgang sonst ein passiver Vorgang, darin bestehend, daß mehr Zellen absterben, als neu gebildet werden können, so wird jene Hungerinvolution insofern aktiv, als widerstandsfähige Zellgruppen die weniger widerstandsfähigen aufzehren und dadurch vorläufig, bei rechtzeitigem Umschwung in bessere Verhältnisse auch bleibend überleben. Das rückläufige Wachstum geht dann mit Einschmelzung (Reduktion) der Gewebe vor sich und bietet nun erst volle Umkehrung des vorwärts laufenden Wachstums; denn dieses ist von unaufhörlich gesteigerter Mannigfaltigkeit begleitet, so daß nicht bloß immer mehr, sondern auch immer mehrerlei Zellen entstehen, — und jenes vollzieht sich mit abnehmender Vielheit nicht bloß der Zellenzahl, sondern auch der Zellengattungen, bis vielleicht nur ganz wenige, wieder gleichgewordene übrigbleiben.

So weit gehen die Reduktionen begreiflicherweise nur bei ganz plastischen niederen Organismen: Eugen Schultz studierte sie an Seescheiden (Clavellina), Würmern (Planaria) und dem Süßwasserpolypen (Hydra), Hadzi an Meerespolypen, wobei sich zeigte, daß speziell die Polypen ihren in Fußscheibe, Stiel, Magenraum, Mundkegel und Fangarme gegliederten Körper so weit einzuschmelzen vermögen, daß sie fast wieder ihrem eigenen Ei gleichkommen. Immerhin beobachtete ich auch an einem Wirbeltier, dem Grottenolm (Proteus), bei Hunger eine Verkleinerung um etliche Zentimeter unter Wahrung der Körperproportionen. Und lokalisierte Einschmelzungen (Resorptionen), z. B. der Kiemen bei Totalübergang zur Lungenatmung, des Quappenschwanzes bei Verwandlung des Frosches, gehören bis ganz hinauf im Tierreich zu den gewöhnlichsten Begleiterscheinungen der Ontogenese. Ähnliches gilt fürs Pflanzenreich, wo ein ganz oder halbwegs proportioniertes Kleinbleiben oder Kleinwerden (Zwergwuchs, Nanismus) als Folge ungenügender Nahrung wie (indirekt) ungenügenden Raumes überaus häufig beobachtet wird.

3. Ersatzwachstum (Regeneration)

a) Normale oder physiologische Regeneration

Am greifbarsten wird dem Beobachter das Wechselspiel von Zerfall und Ersatz in Geweben, deren Wachstum sprunghaft, diskontinuierlich

ist, so daß ein gewisser Stillstand von einem um so plötzlicheren Ruck nach vorwärts gefolgt wird. Das ist vor allem bei den schon erwähnten „Häutungen" der Fall. Bereits auf der unbehaarten Säugerhaut (auch der menschlichen) stoßen sich die verhornten Oberhautteilchen in Form winziger weißer Schüppchen ab, die namentlich beim Baden entfernt werden; da das Abschuppen ununterbrochen geschieht, fällt es nur auf, wenn das Abscheuern durch irgendein Hindernis (Behaarung) verzögert wird. Anderseits wird an solchen Hautpartien der Stoffwechselprozeß wieder dadurch deutlicher, daß der Hautwechsel mit Haarwechsel („Haarung"), bei den Vögeln mit Federwechsel („Mauser"), bei den Reptilien mit Schuppenwechsel („Häutung" im engeren Sinne) einhergeht. Bei den Warmblütlern ist die Erneuerung ausgedehnter Hautpartien und deren Abwerfen ein krankhaftes Ereignis, bei wechselwarmen Wirbeltieren und sehr vielen Wirbellosen ist sie normal, ja ein Abstreifen der abgenutzten Hautschicht in einem einzigen, unzerrissenen, nur an wenig Stellen zum Zwecke des Aus-der-Haut-Fahrens aufgesprungenen Stück recht häufig (Schleichen, Schlangen — „Natternhemd" —, Lurche, Schlammbeißer unter den Fischen, Insektenlarven und andere Gliedertiere, Würmer, Seeanemonen). Die abgeworfenen Panzer der Krebse und Schmetterlingspuppen (S. 161, Abb. 38 links oben) lassen den klaffenden Spalt, wo ihre ehemaligen Träger herauskrochen, so wenig erkennen, daß man ein ganzes totes Tier vor sich zu haben glaubt. Manche Tiere fressen ihre Haut sofort nach dem Abstreifen (Geckoeidechsen, Amphibien, Grillen), was zur Gesunderhaltung des Stoffwechsels, aber auch der Vernichtung von Spuren, wodurch Feinde auf ihre Beute aufmerksam würden, zu dienen scheint.

Den Häutungen vergleichbare, unterbrochen ruckweise Wachstumsvorgänge geben sich ferner im Zahnwechsel (einmal beim Menschen, je nach Bedarf öfter bei vielen anderen Säugetieren und Reptilien) und im periodischen Geweihwechsel der Hirsche sowie in regelmäßiger Erneuerung der Gebärmutterschleimhaut bei Säugetieren (Menstruation) zu erkennen. Bei Pflanzen haben wir etwas Ähnliches im Laub- und Blütenabwurf sowie demjenigen von Knospenschuppen und im Abblättern ihrer Borke. In großen Stücken schält sich letztere bei der Platane, und die Pappel begnügt sich nicht damit, ihre Blätter zu wechseln, sondern läßt ganze Äste abfallen; Ulme, Linde, Hain- und Rotbuche usw. werfen Zweigspitzen ab (sogenannte „Absprünge"). — Was den Zahnwechsel betrifft, so ist er nicht immer von diskontinuierlicher Beschaffenheit: bei Nagetieren fallen die Vorderzähne normalerweise nicht aus, sondern wachsen in dem Maße aus den Kiefern, als sie an den Schneiden abgenützt werden, — ein Verhalten, das durch einseitigen Schmelzbelag ermöglicht wird. Übereinstimmend verläuft das Spitzenwachstum des Vogelschnabels: wie kräftig der Nachschub ist, zeigt sich hier wie dort beim Ausbleiben einer entsprechenden Abnützung, so bei ungeeigneter Haltung in Gefangenschaft: es entstehen dann monströs lange Schnäbel (besonders bei Papageien und Kreuzschnäbeln)

bzw. Nagezähne, die schließlich zu korkzieherförmigem Mißwachs (Abb. 18) führen und das Tier am Schließen des Schnabels bzw. Mundes verhindern. — Der Ersatz findet aber auch statt, wenn ein solcher Zahn- oder Schnabelteil, statt allmählich abgewetzt zu werden, durch einen Unglücksfall auf einmal abgebrochen wird: das kann bei jedem Kaninchen gesehen werden und ist unter den Vögeln bei Störchen, Hühnern, Enten und Gänsen beobachtet worden.

b) Akzidentelle Regeneration (Restitution)

Die Fähigkeit, durch unglückliche Zufälle („akzidentell") verlorene Körperteile zu ersetzen, ist ebenso wie der normale Verbrauchsersatz im Tier- und Pflanzenreich allgemein verbreitet. Ja, mit Rücksicht auf ihr Vorhandensein bei Kristallen (S. 49, 50) konnte Przibram sie mit

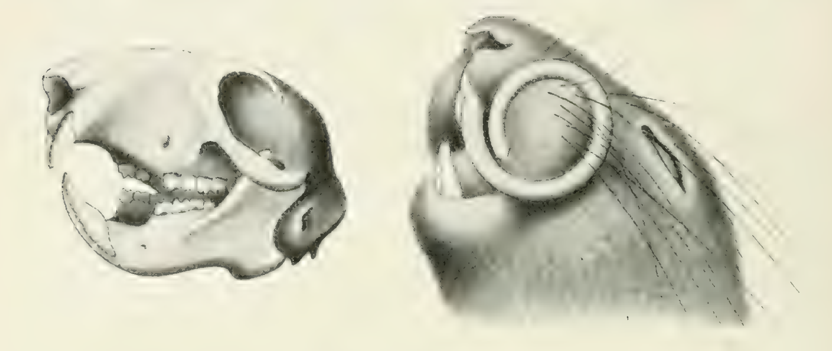


Abb. 18. Eichhörnchenkopf, links Kopfskelett mit normalem Gebiß, rechts Kopf mit abnorm spiralförmig verlängertem oberen Schneidezahn. (Nach Pfurtscheller.)

Recht als „allgemeine Eigenschaft in den drei Reichen" bezeichnen. Nur ist das Ersatzvermögen in den verschiedenen Gruppen der Lebewesen und auch an den verschiedenen Körperteilen eines einzelnen Lebewesens ungleich abgestuft. Das Maß der Regenerationsfähigkeit wird bestimmt durch die Wachstumsfähigkeit des Gewebes: da Regeneration selbst Wachstum ist, so kann sie selbstverständlich nur an Teilen stattfinden, die noch im Wachstum begriffen oder ein bereits zum Stillstand gekommenes Wachstum unter solch besonderen Umständen wieder aufzunehmen imstande sind. Wir wissen, daß ein endgültig ausgewachsener („teleometrischer") Zustand nur bei Tieren vorkommt, die auf hoher Differenzierungsstufe stehen (Warmblütler, Insekten). Alle anderen wachsen entweder, nachdem sie die für ihre Art charakteristische Größe erlangten („idiometrisch" wurden), zeitlebens in verlangsamtem Tempo fort: man findet dann gelegentlich Riesenexemplare, die dem Kampf ums Dasein glücklich entgangen waren (Krokodile, Schlangen, Kröten, Fische — bekannt bei Lachsforelle, Karpfen, Hecht, Wels, Stör); oder die Zunahme wird zwar arretiert, aber nur, weil Verbrauch und Ersatz

von Zellen in genaues Gleichgewicht kamen. Zur Kategorie der lebenslang weiterwachsenden Organismen gehören wohl (wenn man den Pflanzenstock als Ganzes und nicht nur seine einzelnen Sprosse ins Auge faßt) alle Pflanzen: das stets noch zunehmende Dicken- und Höhenwachstum vielhundertjähriger Bäume ist ja geradezu volkstümlich geworden. Wir wissen endlich, daß selbst Tiere, die einen enderwachsenen Zustand erreichen, einzelne wachstumsfähige Gewebe behalten, vor allem beispielsweise die Haut, die darin noch das erst im Greisenalter erlöschende Wachstum des Keimepithels übertrifft.

Nach dieser Zusammenstellung ist sofort begreiflich, daß die Regenerationsfähigkeit zunächst einmal nach dem stammesgeschichtlichen Alter graduiert ist: eine je längere Stammesentwicklung die Art durchlaufen hat, desto unvollkommener ist ihr Regenerationsvermögen. Das Säugetier ersetzt kaum mehr als Gewebsdefekte, die Regeneration kommt bei ihm über Wundheilung nicht hinaus; hierin ist der Zahn-, Geweih-, Haar- und Nagelersatz inbegriffen. Daß Haut und Hautprodukte dabei am regsten beteiligt sind, Hautwunden am ausgedehntesten, leichtesten und schnellsten heilen, ist nach der wiederholt betonten Persistenz des Hautwachstums und der verhältnismäßigen Unspezialisiertheit dieses Organs — es dient ja als Schutzdecke, Sinnes-, Atmungs-, Ausscheidungs- und Temperaturregulierungswerkzeug — eine Selbstverständlichkeit. Auch der Vogel leistet nichts, was wesentlich darüber hinausgeht, wenn man nicht im Ersatz ansehnlicher Schnabelpartien samt Knochen und hornigem Bezug ein solches Plus erblicken will. Entschiedeneren Mehrleistungen begegnen wir beim Reptil, das den abgebrochenen Schwanz nachwachsen läßt; gut können es nur die Eidechsen, einigermaßen auch die Krokodile, während Schlangen und Schildkröten für solche Erfordernisse schon wieder zu einseitig spezialisiert sind. Merkwürdig ist es, wie sich das Ersatzvermögen bisher auf Teile beschränkt, die an der Längsachse des Körpers gelegen sind (Kiefer, Schwanz), wo eben durch bedeutendere Längenausdehnung stärkeres Wachstum dokumentiert ist. Noch niedrigere Wirbeltiere aber ersetzen auch bereits an der Querachse gelegene Teile und Gliedmaßen, — Froschquappen (S. 135, Abb. 24) und Molche (S. 134, Abb. 23) außer Schwanz und Kiefer auch Beine; doch sind die fertig entwickelten Frösche für letzteres wiederum zu spezialisiert. Die Fische regenerieren sämtliche Flossen, die Gliederfüßler (solange sie häuten, also wachsen) sämtliche Anhänge (Fühler, Freßwerkzeuge, Beine) sowie einzelne Körperglieder vom Hinterende. Auch am Vorderende, mithin Teile des Kopfes, ja sogar den ganzen Kopf samt Fühlern und Augen ersetzen die Schnecken, ebenso die Schale und den „Fuß“, — Schale und Fuß auch die „kopflosen“ Muscheln. Aber die nachwachsenden Teile sind hier noch nirgends so groß, daß Halbierung des Tieres eine Entstehung von zwei neuen Tieren zur Folge hätte.

Dieses Stadium der Regenerationsfähigkeit ist jedoch bei Würmern erreicht. Einen Regenwurm kann man mindestens in drei Stücke reißen:

das vordere bildet nach hinten einen Schwanz, das mittlere desgleichen und nach vorne einen Kopf, das hintere ebenfalls nach vorne einen Kopf. Je weiter im Tierreich wir nach abwärts schreiten, desto kleiner dürfen die Stücke ausfallen, die so durch Querteilung des Rumpfes gewonnen werden und immer noch vollständige Regenerate ergeben: bei Seesternen genügt ein Arm, woran ein Stückchen Mittelscheibe hängt, — da die neu sprossenden Arme zunächst kleiner bleiben, entsteht die von Haeckel beschriebene „Kometenform"; bei Polypen kann jedes Fragment, nur ein Arm ohne Mundscheibenteil nicht, wohl aber ein dünnes Scheibchen aus dem Mittelkörper nach oben einen neuen Fangarmkranz, nach unten einen Stiel mit Fußscheibe entwickeln. Die Urwesen endlich restituieren aus einem Bruchstück die ganze Zelle, vorausgesetzt, daß jenes auch ein Kernfragment enthält; kernlose Bruchstücke gehen zugrunde: nochmals sieht man, wie das Regenerations- dem normalen Wachstum entspricht, denn eine Regeneration kernhaltiger Zellstücke ist ja eigentlich auch die gewöhnliche Teilung.

Stammesgeschichtliche Abstufungen der Regenerationsfähigkeit lassen sich im Pflanzenreich scheinbar weniger verfolgen. Denn die „Gewächse" sind ja (hier als Gesamt-„Individuen" und nicht als Sproß-„Stöcke" genommen, vgl. S. 235) fortwachsende Lebewesen par excellence; so vieles von dem, was ein Tier durch Ortsbewegung leistet und wodurch gerade vielleicht dem Wachstum engere Grenzen gesteckt sind, erledigt sich bei den Pflanzen durch Wachstum. Folglich erforderlichenfalls in fast unbeschränktem Maße auch durch Regeneration: entgeht ein Tier seinem Feind, indem es ihm wegläuft, so überwindet die Pflanze den Angriff, indem sie das Gefressene ersetzt. Der Weidensteckling bietet ein klassisches Beispiel dafür, wie aus kleinen Teilen wieder ein mächtiger Baum werden kann; bei Begonia bringt sogar die Ausstreuung winziger Blattfragmente eine Vermehrung ganzer Pflanzen hervor. Wenn wir indes den Begriff der Regeneration enger fassen, als Restitution oder strengen Ersatz des Verlorenen, so ist die Erscheinung in gewisser Beziehung bei Pflanzen auch wieder seltener als bei Tieren; und dann zeigt sich ganz schön die stammesgeschichtliche Abstufung. Nur Lagerpflanzen (Thallophyten) nämlich, leisten regelmäßig einen genauen Ersatz desselben Gebildes, und zwar von der Wundfläche her; von Gefäßpflanzen (Cormophyten) tun es noch die Spitzen der Farnwedel, unter den Blütenpflanzen kommt es bei tiefstehenden Nadelhölzern dazu (Mammutbäume Kaliforniens); sonst ist fast überall ein anderer Ersatzmodus eingeschlagen, den man „adventive" oder „indirekte Regeneration" nennen könnte, da er durch Erzeugung sogenannter „Adventivsprosse" (S. 133, Abb. 22) erfolgt: mustern wir im Walde einen Baumstrunk, so sehen wir nie, daß sein neues Wachstum von der Ebene aus erfolgt, wo er abgeholzt ist, sondern die neuen Triebe kommen seitlich hervor. Ein einzelner abgebrochener Ast, ein abgefallenes Blatt wird ebensowenig von der Wundfläche aus ersetzt, sondern seine Entfernung gibt Anlaß und Möglichkeit, daß irgend-

wo in naher Nachbarschaft ein neuer Zweig hervorbricht. Nur wenn die ganze Pflanze aus einem Blatt besteht (Monophyllaea nach Figdor), das ständig an der Spitze abstirbt, an der Basis im selben Maße weiterwächst, nur dann regeneriert diese wachsende Region direkt.

Ist Regeneration nichts anderes, als eine Form des Wachstums, so ist auch begreiflich, daß sie des ferneren nach dem keimesgeschichtlichen Alter, nach dem individuellen Stadium abgestuft ist: je jünger ein Organismus, desto wachstums- und desto regenerationsfähiger ist er. Es tut nicht not, diesen Satz erst noch zu beweisen, zumal uns die ungeheure Regulationsmacht der ersten Entwicklungsstufen (S. 150) noch beschäftigen muß. Am schärfsten bestätigt sich seine Richtigkeit, wo nach Durchschreitung gut regenerationsfähiger Larvenstadien regenerationsunfähige Endstadien erreicht werden, wie bei Fröschen und Insekten. Die Abhängigkeit vom individuellen Alter gerät dadurch in Beziehung zur Abhängigkeit vom Stammesalter, daß bei der Keimesentwicklung die Stadien der Stammesentwicklung abgekürzt nochmals durchlaufen werden; dieses „biogenetische Grundgesetz", das uns hier zum erstenmal begegnet und noch wiederholt begegnen wird, äußert sich auch inbezug auf die Regenerationskraft. Auf dem Stadium des Urwesens (als Keimzelle) regeneriert der Organismus aus kernhaltigen Zellbruchstücken (vgl. S. 149) und leistet z. B. sogar ein Säugetier die Wiederherstellung des ganzen Körpers durch Millionen von Zellteilungen, weshalb man in solchem Sinne die Keimesentwicklung als Regeneration auffassen könnte, gleichwie umgekehrt die Regeneration eine Wiederaufnahme sonst embryonal erledigter Prozesse bedeutet. Noch bis zum Stadium, das der Organisation eines Wurmes entspricht, läßt sich auch der höchste Organismus zerteilen und gibt Anlaß zu Zwillings- und Mehrlingsbildungen (S. 131 u. 151); bis dann alle die weiteren Beschränkungen auftreten, die den weiteren Entwicklungsgang vom Wurm zum Wirbel- und Säugetier auch in regenerativer Beziehung wiederholen.

Noch in einer letzten Richtung ist die regenerative Potenz abgestuft: die beiden bisher besprochenen Richtungen betrafen die Entwicklungshöhe des ganzen Organismus, der Arten und des Exemplars; die letzte betrifft die Entwicklungshöhe des Organes am oder im Organismus, eines einzelnen Körperteiles. Auch hier gilt das verkehrte Verhältnis zur Entwicklungsstufe: je höher, desto schwieriger die Regeneration; je einseitiger und vollkommener ein Organ für seine besondere Aufgabe eingerichtet ist, desto schlechter ist es nach Verlust zu ersetzen. Der beinahe sprichwörtlich leichte Ersatz des Eidechsenschwanzes hält seiner Spezialisierung zum Wickelschwanz (beim Chamäleon) nicht stand; unter den Geradflüglern gibt es eine Gruppe, wo von den drei Beinpaaren das vordere zu Raubbeinen (Fangschrecken), eine andere Gruppe, wo das hintere zu Sprungbeinen (Heuschrecken) ausgebildet ist; im ersten Falle regenerieren Mittel- und Hinterbeine, im letzten Mittel- und Vorderbeine leichter

und länger als das Spezialorgan, obwohl gerade dieses für die Lebensführung wichtiger wäre. Doch erleidet das Gleichmaß dieser Abstufung und damit auch die stammes- und altersgeschichtliche Abstufung Störungen, die dadurch bedingt sind, daß ein lebenswichtiges Organ, falls es, wie häufig der Fall, zugleich stärker benützt wird, den regeren Stoffwechsel und als Folge davon das regere Wachstum, als weitere Folge das bessere Ersatzwachstum besitzt. So muß ich trotz des auf mißlungene Versuche gegründeten Widerspruches von Krizenecky daran festhalten, daß die Flügel mancher hochdifferenzierten Insekten (Fliegen, Käfer), obwohl sie nach Entfernung der Flügelanlagen an der Puppe nicht mehr entstehen, nach dem Abreißen zuweilen noch dem fertigen Tiere wieder wachsen. Diese auffällige Tatsache findet darin ihre befriedigende Erklärung, daß der Stoffumsatz im Flügel, wenn er einmal zum Fliegen benutzt wird, und daher auch in seiner der Neubildung und Stoffzufuhr dienenden Nachbarschaft reger ist als bei dem noch funktionslosen Puppenflügel.

Man muß sich dabei vorstellen, welches Moment die Regeneration überhaupt auslöst und den Wachstumsreiz abgibt: durch Fortfall eines Körperteils wird eine lokale Druckerniedrigung bewirkt, die den ernährenden Körperflüssigkeiten gestattet, in stärkerem Strome an die verletzte Oberfläche zu eilen. Es kommt dort zunächst zum provisorischen Wundverschluß, der durch Blutgerinnsel vollzogen wird, woran sich bei Wirbeltieren eine besondere Art von Blutzellen, die von uns noch nicht erwähnten Blutplättchen (Thrombozyten — S. 37, Abb. 5 Det. 3), entscheidend beteiligen. Die Zellen des Wundrandes erfahren durch das reichlichere Zuströmen ernährender Säfte raschere Vermehrung, sie bilden über der Wunde eine Gewebsdecke, womit die eigentliche Wundheilung beendet ist. Jedoch der einmal in bestimmte Richtung gelenkte Stoffkreislauf fährt fort, die immer noch unter schwächerem Druck stehende Stelle besser zu versorgen, und so wächst dort dasjenige Gebilde, zu dessen Entstehung die formbildenden Stoffe des Stummels ausreichen: meistens wohl dasselbe, das früher dort gestanden hatte. Wo ein Bein war, wächst wieder ein Bein; wo ein Fühler stand, wieder ein Fühler usw. Und zwar wächst es mit möglichster Beschleunigung, so daß es das übrige Körperwachstum einholt, sonst könnte ja das normale Aussehen des Körpers nie auch nur annähernd wiederhergestellt werden. Zu einer Definition des Ersatzwachstums gehört dieses Moment unbedingt hinzu, — wir sagen: Regeneration ist ein Ersatz verlorener Körperteile, wobei das normale Wachstum in beschleunigtem Tempo aufgenommen wird.

Läßt sich also eine gewisse, außerhalb der dreifachen entwicklungsgeschichtlichen Abstufung stehende Abhängigkeit von Lebenswichtigkeit und Beanspruchung eines regenerierenden Organes nicht leugnen, so ist die Regenerationsfähigkeit doch gewiß ohne jeden Zusammenhang mit der Verlustwahrscheinlichkeit. Weismann wollte nämlich die Regeneration als Anpassung an die Verletzungsmöglichkeit

und damit durch Zuchtwahl (S. 309) entstanden erklären: wenn das richtig wäre, dürften embryonale Organe nicht besser nachwachsen als fertig entwickelte, dürften innere Organe überhaupt nicht regenerieren. Gerade manche Eingeweide (z. B. Lunge bei Amphibien, große Stücke der Keimdrüsen [S. 199, Abb. 50], Leber, Nieren usw.) regenerieren aber besonders gut und, sofern sie nur Gewebsdefekte betreffen und nicht das ganze Organ, noch beim Säugetier. Auch verkümmerte (rudimentäre) Organe regenerieren innerhalb derjenigen Grenze, die ihnen durch ihren schwächeren Stoffwechsel gesteckt ist, z. B. die winzigen Beinchen und Augen des Grottenolmes, die Beinstummel der in Holz bohrenden Insektenlarven, die Abdominalfüße der in Schneckenschalen steckenden Einsiedlerkrebse.

Endlich wird die Unabhängigkeit von der Verlustwahrscheinlichkeit aufs schlagendste durch die Selbstverstümmelung („Autotomie") bewiesen: viele Tiere besitzen die Einrichtung, daß entbehrliche Teile ihres Leibes sich auf einen verhältnismäßig geringen Berührungsreiz hin abtrennen, worauf diese Teile einem Angreifer im Rachen bzw. in Händen bleiben, während das ganze Tier in immerhin lebensfähigem Zustande entwischt. Selbstverstümmelung in wissenschaftlichem Sinne ist es nicht, wenn der Fuchs, um sich aus der Falle zu befreien, das eingeklemmte Bein abbeißt; sondern die Durchtrennung muß in dem gefährdeten Glied selbst und durch einen Reflex geschehen. Auch hier ist der Ort des Abbruchs nicht beliebig, sondern zumeist als „präformierte Bruchstelle" schon morphologisch vorausbestimmt; so trägt jeder Wirbel des Echsenschwanzes in der Mitte eine quere Fuge, und der Schwanz bricht daher nie zwischen zwei Wirbeln, sondern immer in der Mitte eines Wirbels auseinander. Nur durch Betäubung (Narkose), in der der Nervenreflex nicht wirksam ist, läßt sich eine Abtrennung auch an nicht vorbereiteten Stellen erzwingen. Außer dem Echsenschweif sind Krebsscheren, Mücken- und Spinnenbeine, ja der ganze Darm bei den Seewalzen (S. 275, Abb. 76), im Pflanzenreich die „Trennungsschicht" an Blatt- und Blütenstielen Beispiele für Autotomie. Vielfach verbindet sich nun zwar die Verstümmelungs- mit der Regenerationsfähigkeit, wie in den beiden ersterwähnten Beispielen; aber ebenso oft betrifft die Autotomie Teile, die absolut nicht ersatzfähig sind, wie die Beine eines enderwachsenen Gliederfüßlers; unter den Heuschrecken sind z. B. gerade die vorhin als schlechtregenerierend herausgehobenen Sprungbeine mit automatischer Brucheinrichtung versehen.

Wenn die oben (nach Przibram) gegebene „quantitative Wachstumstheorie der Regeneration" richtig ist, so muß die durch Verletzungen ausgelöste örtliche Beschleunigung des Wachstums um so größer sein, je umfangreicher die Verluste sind, die dem Organismus bei noch erhaltener Lebensfähigkeit beigebracht wurden. Diese Voraussetzung ist in der Tat zutreffend: während man eher glauben möchte, daß Verstümmelungen desto schwerer und langsamer heilen, je zahlreicher und größer sie sind, beweisen Experimente das

Gegenteil: ein Krebs regeneriert beide Scheren schneller als eine, — ein Molch das ganze Bein rascher, als wenn er nur den Fuß verlor, usw. Allerdings wird zunächst nur darauf Bedacht genommen, die Form als solche und damit das dynamische Gleichgewicht des ganzen Organismus wiederherzustellen; und es geschieht bei gehäuften Regenerationsprozessen öfter als bei einfachen, daß das Gesamtkörperwachstum und seine lokale Beschleunigung an den Regenerationsorten sich zu einer Zeit erschöpft, die noch in die Regenerationsperiode fällt, — dann bleiben die Ersatzgebilde kleiner und unvollkommener als die Primärgebilde. Die Verfolgung des Grundsatzes: zuerst Herstellung der Form, dann Wiederherstellung der Größe — führt dahin, daß jene „hypotypen Regenerate" ihr möglichstes tun, um in den Dimensionen verkleinerte, aber in den Proportionen richtige Abbilder der ersetzten Normalgebilde (S. 134, 135, Abb. 23, 24) darzustellen. Dies Ziel wird nur erreicht werden können, wenn die bei der Verletzung stehengebliebenen Nachbarregionen tunlichst einbezogen und so umgebaut werden, daß sie von dem kleinen Regenerat nicht gar zu unvermittelt abstechen: bei Verlust einer Gliedmaße z. B. wird der Stummel so verkleinert, daß er zu dem darangewachsenen Regenerat paßt. Niedere Organismen mit sozusagen unbeschränktem Regenerationsvermögen, z. B. Hydra, Planaria, treiben diese Umschmelzung (Morphallaxis) so weit, daß sie bei großen Materialverlusten den Körperrest (sogar ohne Nahrungsaufnahme) in toto verarbeiten: er bietet dann das verkleinerte, aber proportionierte Abbild des unverletzten Organismus dar.



Abb. 19. Dornhai (Acanthias vulgaris), Spaltdoppelbildung des Vorderendes („Duplicitas anterior").
d Dottersack, links Seiten- und Rücken-, rechts Bauchansicht.
(Nach Przibram und Grosser.)

4. Achsenbestimmung (Polarität)

Vorhin wurde gesagt, daß in der Regel dasselbe Organ nachwächst, das primär an der Verletzungsstelle gestanden hatte; allein es kommt vor, daß diese Körperpolarität, die Bestimmung der Körperachsen, Störungen erleidet. Das gilt zunächst von der Quantität des nachgewachsenen Gebildes: manchmal wachsen mehr Regenerate, als Primär-

organe vorhanden gewesen waren. Wird ein Organ der Länge nach gespalten, so bildet jede Spalthälfte polar richtig das, was ihr fehlt, und es entsteht eine Verdoppelung des Organs („Spaltdoppelbildung“ — Abb. 19). Am Embryo geschieht dies häufig selbst bei Tieren, die im neugeborenen Zustand nicht mehr regenerationsfähig sind, so bei Säugern und Vögeln durch Einklemmen von Hüllfalten: es kommt zu „Mißgeburten“ mit doppelten Vorderleibern („Duplicitas anterior“ — Abb. 19) oder Hinterkörpern („Dupl. posterior“). Wird das embryonale Material auf entsprechend früher Stufe ganz durchschnürt und jede Portion ergänzt das ihrige, so entstehen ebenmäßige, nur entsprechend verkleinerte Ganzbildungen, (Spaltzwillinge und -Mehrlinge aus einem Ei). Bei gewissen Schlupfwespen (Chalcididen) und Gürteltieren, sowie nach Kleinenberg beim Erdwurm Lumbricus trapezoides wird der Zerfall des Keimes und Bildung eineiiger Mehrlinge sogar zum normalen Vorgang (vgl. S. 227).

Wird ein Organ der Quere nach eingeknickt, so daß eine winkelförmige Wundfläche entsteht, und bleibt diese doppelflächige Wunde lange genug in dieser Form klaffen, so wächst von jeder Fläche ein Regenerat. Das ergibt, zwei überzählige Regenerate und das wieder angeheilte Primärgebilde, eine „Bruch-Dreifachbildung“ (Abb. 20):





Abb. 20. Hummer (Homarus europaeus), Bruch-Dreifachbildungen an Scheren: links an der Außenkante des beweglichen Gliedes („Daktylopoditen“) einer Knotenschere, rechts an der Innenschneide des unbeweglichen Gliedes („Propoditen“) einer Zähnchenschere.
(Nach Przibram.)

das an der vorwärts blickenden Wundfläche gewachsene Gebilde ist polar richtig, das an der rückwärts blickenden polar verkehrt; alle stehen in Symmetrie zueinander, so zwar, daß jedes das Spiegelbild seines Nachbarn ist. Handelt es sich um ein paariges Organ, etwa eine Gliedmaße, so besitzt das überzählige Gebilde der nach hinten (innen) gerichteten Fläche demgemäß die Orientierung des gegenseitigen Organes. Dennoch haben wir es nicht mit einem links gewachsenen rechten Glied oder umgekehrt zu tun, sondern entschieden mit einem verkehrt gewachsenen linken Glied; schön läßt sich dies an den Scheren eines ungleichscherigen Krebses demonstrieren: bricht die Knackschere (S. 90), so entsteht eine Dreifachbildung aus lauter einander symmetrisch zugewendeten Knackscherengliedern (Abb. 20 links); hat die Zwickschere eine Fraktur erlitten, so sind die daran hervorsprossenden überzähligen Glieder, mögen sie selbst die Lagerung der Gegenseite

aufweisen, durchaus mit der baulichen Eigenart einer Zwickschere versehen (Abb. 20 rechts).

Ein Austausch von Links und Rechts kommt erst bei völligem Verlust eines linken bzw. rechten Organes unter Umständen zuwege. Benützen wir gleich abermals das so ungemein instruktive Beispiel der ungleichscherigen Krebse, dessen Entdeckung wir Przibram danken, so sind die Bedingungen für „Scherenumkehr" folgende: es muß die große Schere verloren gehen, dann wächst an ihrer Stelle eine kleine, — aber die kleine Schere der Gegenseite hat sich inzwischen zur großen mit allen Merkmalen der Knackschere weitergebildet. Saß die Knackschere ursprünglich rechts, so ist es jetzt umgekehrt, der „Rechtshänder" ist ein „Linkshänder" geworden (Abb. 21). Auch sonst deuten alle Erfahrungen darauf hin, daß es keine besonderen Anlagen für „Rechts" und „Links" gibt, sondern nur solche für „Oben" und „Unten", für „Vorne" und „Hinten"; durch Anordnung dieser beiden Körperachsen (der anterio-posterioren „Hauptachse" und der ventral-dorsalen „Transversalachse") wird die dritte, seitliche (laterale oder sagittale) von selber mitbestimmt.



Abb. 21. Stachelkrabbe (Eriphia spinifrons): oben „Rechtshänder", d. h. Knotenschere rechts, Zähnchenschere links; unten „Linkshänder", entstanden durch Verlust der Knotenschere und ihren Ersatz durch eine Zähnchenschere, während sich die Gegenseite zur Knotenschere ausbildete. (Nach Przibram.)

Ferner gibt es eine Störung der Polarität in bezug auf die Qualität des neu gewachsenen Gebildes: es wächst manchmal ein anderes Organ an Stelle des entfernten: so bei Gliederfüßlern Fühler statt Augen, Beine statt Fühler, Ober- statt Unterkiefer, Schreitbeine statt Scheren, Vorder- statt Hinterflügel (Taf. IV, Fig. 3a, b) usw. Solche „Heteromorphosen" ereignen sich, wenn der Eingriff so tief war, daß die Region überschritten wurde, in der sich die notwendigen Stoffe für das richtige Glied vorfanden; es sind aber noch Stoffe für ein weniger differenziertes Glied verfügbar, und diese nächstniedriger differenzierte Organstufe wird dann aufgebaut. So wächst, wenn man einem Krebs das Auge entfernt, wieder ein Auge; wenn man es aber mit seinem Stiel entfernt, ein Fühler (Herbst). Dies muß nicht daran liegen, daß man letzteren Falles das Augenganglion mitentfernte, denn bei anderen Heteromorphosen ist eine Abhängigkeit von Nervenzentren gewöhnlich nicht in Frage; sondern nur an dem stärkeren Eingriff, der die „Augenstoffe" enthaltende Region überschreitet.

Wir hörten vom Regenwurm und seinen drei Zonen, innerhalb deren man bei Zertrennung noch ganze Würmer bekommen kann. Trennt man aber zu weit vorne durch, so wächst von der Wundfläche

nach hinten zu kein Schwanz, sondern ein Kopf; schneidet man zu weit rückwärts, so wächst nach vorwärts ein Schwanz. Es entstehen doppelköpfige, bzw. doppelschwänzige Monstra, weil man in eine Region geriet, die nur mehr über kopf-, bzw. schwanzbildende Stoffe verfügte, und die Polarität hat sich infolgedessen umgekehrt. Umkehr findet auch statt, wenn ein Molchbein abgetrennt und verkehrt wieder angeheilt wird; es regeneriert unter allen Umständen nach außen einen Fuß mit den Zehen (Kurz). Ein Stengelstück wird in derselben aufrechten Lage, wie es sich am Stamme befand, in die Erde gesteckt und entwickelt hier Wurzeln („Wurzelpol"), am freien Ende Knospen („Sproßpol"); verkehrt in die Erde gesteckt, entwickelt es aber ebenfalls in der Erde etwas dünnere Wurzeln, in der Luft etwas minder reichliche Knospen. Der Länge nach auf die Erde gelegt, treibt es in ganzer Ausdehnung nach unten Wurzeln, nach oben Knospen, dies am Wurzel-, jenes am Sproßpol schwächer. Übereinstimmend verlaufen die Ergebnisse mit Polypenstöckchen hinsichtlich der Fangarmkränze („Hydranten") und Wurzelausläufer („Stolonen").

Abb. 22. Stengelstücke von Weiden mit Wurzel- und Sproßbildung, links in aufrechter, rechts in verkehrter Lage aufgehängt. (a Sproß-, b Wurzelpol.) (Nach Vöchting.)

In solchen Fällen scheint es, als sei die P o l a r i t ä t f a s t b e l i e b i g u m k e h r b a r. Hängt man jedoch dieselben Stengelstücke freischwebend auf, ohne sie in den Grund zu stecken, so bleibt die Polarität weitgehend erhalten (Abb. 22); sehr gut läßt sich dies auch an Bohnenkeimlingen zeigen, die in einer feuchten Kammer teils aufrecht, teils verkehrt suspendiert werden, worauf die Stengelenden immer nur am richtigen, dem Sproßpol, ergrünen, — also auch unten, wenn der unrichtige, der Wurzelpol, nach oben gewendet ist (v. Portheim). Ebenso ist im Tierreich ein rückenständiges Organ niemals durch ein bauch-

ständiges ersetzbar und umgekehrt. Hat sich im Keimmaterial die Scheidung in ventral-dorsal bestimmte Zellen durch die Transversalebene einmal vollzogen, so ist sie eine endgültige und kann nicht mehr vertauscht werden.

Die Polarität der Organe und Organismen beruht auf der Polarität ihrer Zellen. Daß die Zellen nach einer oder mehreren Achsen hin verschieden sind, erkennt man schon an der Lage des Kerns, der gewöhnlich einer freien Fläche (als günstigster Ernährungsgelegenheit) näher liegt, — noch etwas näher das Zentralkörperchen. Auch in den Eizellen liegt der Kern (das „Keimbläschen") mehr oder weniger exzentrisch, so daß man einen Kern- oder animalen Pol und einen Dotter- oder vegetativen Pol unterscheiden kann. Aber selbst eine kugelige Eizelle mit ebenso kugeligem, zentral gelegenen Kern gibt sogleich die bis dahin verborgene Existenz polarer Achsen zu erkennen, wenn die Entwicklungsfurchen einzuschneiden beginnen (S. 150). In den besprochenen Fällen, wo Glieder oder ganze Rumpfpartien ihre Polarität umkehren, müssen sich die Zellen derjenigen Flächen, von denen aus das invertierte Wachstum beginnt, entweder in Gänze gedreht oder so umdifferenziert haben, daß auch ihre Polarität jetzt die entgegengesetzte ist als früher.



Abb. 23. Kompensation durch Stoffersatz („Kompensatorische Hypotypie") beim kleinen Teichmolch Molge vulgaris: oben Männchen mit normalem Rücken- und Schwanzkamm, unten männliches Tier, an dessen Schwanzkamm während der Restitution des Rückenkamms Zacken eingeschmolzen wurden.
(Nach Kammerer.)

5. Ausgleichswachstum (Kompensation)

Wir fanden schon bei Besprechung der Umschmelzung (Morphallaxis), daß Regenerationsprozesse auf zunächst unbeteiligt gewesene Nachbargebiete, die nun proportional verkleinert werden, übergreifen. Einen anderen derartigen Fall lernten wir in Gestalt des Scherenaustausches ungleichscheriger Krebse (Abb. 21) kennen: eine Schere muß die andere ergänzen. Das Schrumpfen des Larvenschwanzes, wenn die Hinterbeine des Frosches ihre volle Entwicklung erreichen, ist ebenfalls eine Kompensationserscheinung; amputiert man die Hinterbeine, so wächst der Schwanz zu außergewöhnlicher Größe heran und bleibt über die normale Zeit hinaus erhalten (Neotenie, vgl. S. 164).

Aus diesen Beispielen ersieht man bereits, daß es zwei Arten von Kompensationen gibt: entweder ein Nachbarorgan, das geeignet ist, die Funktion des verlorenen Organs zu übernehmen, wird in Erfüllung seiner erhöhten Aufgabe besonders groß und aufdifferenziert; oder es wird im Gegenteile zur Materiallieferung herangezogen, um den be-

nachbarten Ausfall möglichst rasch beseitigen zu helfen. — dann wird es kleiner, und seine Differenzierung nimmt ab. Die Morphollaxis (Ganzbildung aus wenig Material, Drieschs „Kleinganzbildchen“) ist ein Beispiel für Kompensation durch Materialersatz (siehe auch Abb. 23), die Scherenumkehr und das Verhalten des Quappenschwanzes ein Exempel für Kompensation durch Funktionsersatz (vgl. noch Abb. 24).

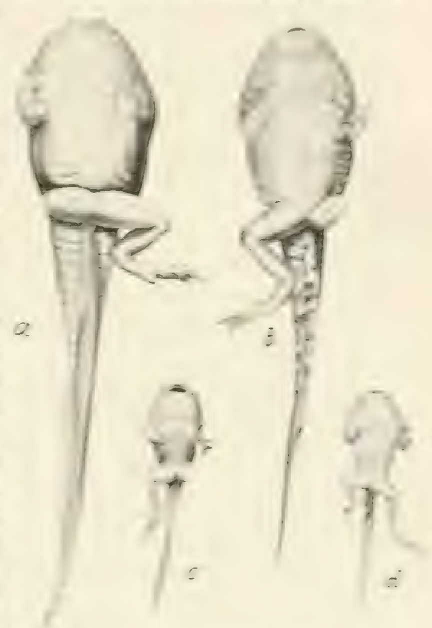


Abb. 24. Kompensation durch Funktionsersatz („Kompensatorische Hypertrophie“). a Larve der Knoblauchkröte (Pelobates fuscus), nach Amputation des rechten Hinterbeines ist das rechte Vorderbein früher als das linke erschienen; in b der umgekehrte Fall (links — links) bei einer Larve des [illegible]; in c derselbe Fall wie in b bei einer Larve der [illegible]; in d ist [illegible] an einer [illegible] nach [illegible] des rechten Hinterbeines zuerst das linke Vorderbein erschienen. Nach Kammerer.

Die letztgenannte Erscheinung vollzieht sich gewöhnlich, wenn ein Organ verloren geht und nicht wieder nachwächst, oder wenn es dem Körper zwar erhalten bleibt, aber nicht gehörig funktionieren kann. Wird der Hauptstamm eines Baumes abgebrochen, so richtet sich der zunächst stehende Seitenast empor und bildet einen stellvertretenden Gipfel. Wird ein Baum schräg eingesetzt, was in der Natur durch Winddruck geschehen kann, so wird diejenige Seitenachse, deren Verbindungslinie mit dem Wurzelpol der Vertikalen am nächsten kommt, fortan um so vieles stärker ernährt, daß sie nach und nach das Aussehen des Hauptstammes gewinnt; und da auch der Winkel zwischen ihr und der Hauptachse immer stumpfer wird, bis nicht mehr viel an 180 Grad fehlt, dabei gleichzeitig die ehemalige Hauptachse immer schwächer ernährt und daher dünner, so bekommt der Baum im Laufe der Jahre sein normales aufrechtes Aussehen zurück. Beide Fälle erklären sich aus der abgelenkten Richtung des Saftstromes, dessen Hauptmenge bei der veränderten Lage eher in einen Seiten- als den Hauptstengel eintreten kann. Geänderte Nahrungsverteilung bedingt auch wohl die an gewissen Pflanzen gesetzmäßig eintretende Verbreiterung der Blattstiele zu „Phyllodien“ bei Abfall der Blattspreite (z. B. einige Sauerklee-, Akazien- und Wickenarten), Verbreiterung der Stengel zu Flachsprossen („Phyllokladien“) bei Abfall der ganzen Blätter (z. B. etliche Ginster-, Spargel- und Ampferarten [Muehlenbeckia]).

Auch bei Ausfall oder Funktionsstörung eines paarigen Organes beobachten wir (wie im Beispiel des Scherenaustausches) Kompensation durch Funktionsersatz. Bei Zerstörung oder operativer Entfernung einer Niere oder Geschlechtsdrüse u. dgl. übernimmt das gleichnamige Organ der Gegenseite die Funktion für beide Seiten so vollständig, daß kaum ein Unterschied zu merken ist. Unter dem Einfluß doppelter Beanspruchung wächst freilich auch die Größe des Organs aufs Doppelte an. Von besonderem Interesse ist es, daß diese Aufgabe in zweierlei Weise gelöst werden kann: entweder in der gewöhnlichen Form des Wachstums, also durch Zellvermehrung; das doppeltgroße Organ enthält dann die doppelte Zahl normalgroßer Zellen („Hyperplasie"). Oder jede Zelle überschreitet ihre fixe Größe und wächst ausnahmsweise auf den zweifachen Umfang an, so daß die Zellenzahl normal bleibt („Hypertrophie"). Ob dieser oder jener Kompensationsmodus eingeschlagen wird, hängt natürlich nicht vom Zufall ab, sondern ist kausal bestimmt: die Vergrößerung durch Zellvermehrung ist an das Vorhandensein formativer Reize (S. 56), die wohl meist in chemischer Form als innere Sekrete (vgl. S. 103 u. S. 169) zur Verfügung stehen, gebunden; herrscht Mangel an solchen, so ist es wahrscheinlich die Funktionsanstrengung allein, welche die Ausweitung der Zellen bewirkt, ohne daß diese sich teilen.

Das Kompensationswachstum ist nur eine Spezialerscheinung einer großen Gruppe von Erscheinungen, die man als „Korrelation der Organe" zusammenfaßt. Eine Korrelation, die wohl auf dem Wege der Erregungsleitung zustande kommt, haben wir durch den Befund festgestellt, daß Sinnes- und Bewegungsfähigkeiten nie vielseitig, sondern stets nur einseitig höchste Stufen zu erklimmen vermögen; daß also z. B. ein Tier, das gut sieht, nicht ebensogut riechen kann, — eines, das gut fliegt, nicht ebensogut schwimmen kann usw. Andere Korrelationen sind chemischer Beschaffenheit; wir werden sie in Gestalt der Entwicklungserfolge innersekretorischer Organe im nächsten Kapitel (S. 168) kennen lernen.

6. Pfropfwachstum oder Verpflanzung (Transplantation)

Während alle bisher besprochenen Formen des Wachstums in der Natur vorkommen, ist die Pfropfung oder Vereinigung fremder, normalerweise nicht zusammenwachsender Teile ein Kunstprodukt und wird fast ausschließlich vom Menschen zu Experimentier-, Heil- oder landwirtschaftlichen Zwecken betrieben. Doch gibt es eine Selbstverpflanzung („Transposition") von Keimmaterial, die zuweilen falsche Regenerationen (Heteromorphosen) oder Spaltdoppelbildungen vortäuscht. Das entwicklungsmechanische Museum der Biologischen Versuchsanstalt in Wien besitzt einen Hai, auf dessen Scheitel eine Flosse wächst: diese ist wohl kaum nach einer Verletzung dort entstanden, sondern flossenbildendes Keimmaterial dürfte durch irgendeinen mechanischen Zufall dorthin versprengt worden sein.

Doppelbildungen, die aber nicht durch Spaltung mit nachfolgender Regeneration des Fehlenden, sondern durch teilweise Verschmelzung anfänglich gesonderter Keime entstanden, sind die Verwachsungszwillinge, die in verschiedensten Vollständigkeitsgraden realisiert sein können: von Verwachsung nur eines begrenzten Körperabschnittes (siamesische Zwillinge, Schwestern Blaschek — künstlich in den zu verschiedenen experimentellen Zwecken vorgenommenen Vernähungen, „Parabiosen" ganzer Tiere) bis zur Totalverschmelzung, die ein einheitliches, doppeltgroßes Gebilde erzeugt (Zur Straßensche Rieseneier des Pferdespulwurms, Experimente mit Seeigeleiern). Die Totalverschmelzung kann wieder eine minder vollständige sein, wenn der Riesenkeimling die doppelte Zahl normal großer Zellen besitzt; oder eine restlose, wenn er die normale Zahl doppeltgroßer Zellen besitzt. Gleich den Mehrlingsbildungen durch Zerfall eines Keimes kann auch die Einlingsbildung durch Verschmelzung von Keimen ein erblicher Vorgang werden.

Die wenigen ohne Einflußnahme des Menschen vorkommenden Pfropfungen vollziehen sich — wenn man die Eistadien, die zwei getrennte Keime zu einem Riesenkeim vereinigen, noch als Organbestandteile des Mutterorganismus gelten läßt — ausnahmslos an ein und demselben Individuum („autoplastische Transplantation"). Unter ihnen hat man wieder im engsten Sinne autoplastische zu unterscheiden, welche die Verpflanzung auch in gleichartiges Gewebe vornehmen (z. B. Haut wieder auf Haut) oder ein vorübergehend entferntes Organ an der zuständigen Stelle wieder einheilen (z. B. ein Ovarium an seinem Aufhängeband, dem Mesovarium); und im weiteren Sinne autoplastische Transplantation, die in ein ungleichartiges Gewebe desselben Individuums geschieht (z. B. Vorderbein in die Gegend des Hinterbeines, Hoden unter die Bauchhaut). Der Mensch nimmt auch Überpflanzungen von einem Individuum auf ein anderes derselben Art vor („homoplastische Transplantation"), ja von einer Art auf eine zweite („heteroplastische Transplantation"). Das Gelingen hängt hauptsächlich vom Verwandtschaftsgrad zu vereinigender Teile ab: am besten gelingen autoplastische Transplantationen ins selbe Gewebe, am schwersten heteroplastische in fremdes Gewebe. Das Verhalten des Gewebes durchkreuzt aber unter Umständen den Verwandtschaftsgrad der Individuen und Arten: allenfalls geht eine homoplastische Transplantation mit verschiedenem Gewebe wohl schlechter vonstatten als eine heteroplastische mit gleichem Gewebe.

Das allgemeine Pfropfergebnis, sozusagen das Transplantationsgesetz, lautet: Stammstück („Substrat") und Pfropfstück („Transplantat") sind in ihrer Formbildung voneinander unabhängig. Darauf beruht die „Veredlung" der Obstbäume und Blumensorten: der Gärtner setzt voraus, daß die guten Eigenschaften des Edelreises von minderwertigen Qualitäten des „Wildlings" nicht verdorben werden. Eine Vorderbeinanlage, in der Gegend des Hinterbeines zum

Einheilen gebracht, entwickelt sich doch zum Vorderbein und umgekehrt (Braus); zwei verschiedenartige Froschkeimlinge, miteinander zur Verwachsung gebracht, lassen an der Kaulquappe und dem daraus verwandelten Frosch deutlich die Komponenten erkennen, die ihre Artcharaktere treu bewahrt haben (Born, Harrison); gleiches gilt von verwachsenen Regenwurmarten (Joest) und Puppen verschiedener Falterarten (Crampton). Wenn in diesem Falle die Färbungen der aus der Verwachsungspuppe geschlüpften Falter an der Verwachsungszone ein wenig ineinander übergehen, so beruht das nur auf Diffusion der Farbstoffe, nicht auf Änderung der Pigmentproduktion in den Zellen. Einfache Diffusionsprozesse erklären es auch, wenn bei Verwachsung einer nikotinhaltigen und einer fast nikotinfreien Tabakspflanze nach einiger Zeit in letzterer ebenfalls mehr Nikotin nachzuweisen ist (Grafe und Linsbauer), oder Atropin bei Verwachsung des giftigen Stechapfels mit der ungiftigen Kartoffel (Meyer und Schmidt). Das Größerwerden eines Gerstenkeimlings, der im Nährgewebe eines Weizenkornes eingeschlossen wurde, — das Kleinerwerden desselben, wenn er mit Nährgewebe vom Hafer ernährt wurde (Stingl), erklärt sich zur Genüge aus dort günstigeren, hier ungünstigeren Ernährungsbedingungen, ohne daß man eine Beeinflussung der Formbildung und damit einen Austausch von Artmerkmalen heranziehen könnte. Wird das Auge (Uhlenhuth) oder die Kieme (Kornfeld) einer jüngeren Salamanderlarve auf eine ältere verpflanzt oder umgekehrt, so verwandelt sich das Transplantat stets gleichzeitig mit der ganzen Larve: dies kann zum Teil darauf beruhen, daß es, auf einem größeren Körper reichlicher ernährt, dessen vorgeschrittene Entwicklung einholte; auf einem zu jungen Körper unterernährt, in der Entwicklung entsprechend weit zurückblieb.

Die Unabhängigkeit von Unterlage und Pfropfreis erklärt sich aus der wechselseitig vollständigen Assimilation aufgenommener Fremdstoffe: so wenig der Einfluß von Fleisch- oder Pflanzennahrung darin besteht, uns der Organismenart ähnlich werden zu lassen, die wir essen, — so wenig ein Kind mit der Ammenmilch Eigenschaften seiner Nährmutter einsaugen kann; ebensowenig kann das Pfropfreis seinem Substrat ähnlicher werden, weil es dessen Säfte als Nahrung benützt. Demgemäß haben sich auch die meisten „Ausnahmen" von der Transplantationsregel als trügerische „Chimären" erwiesen. Die Botaniker kannten schon lange eine Reihe von „Pfropfbastarden", deren Eigenschaften wirklich wunderschön zwischen denen der aufeinander gepfropften Arten zu stehen schienen; Winkler hat sie neuerdings um viele Mittelformen vermehrt, die er aus Tomate und schwarzem Nachtschatten gewann. Allein fast überall stellte sich heraus, daß die Zellen, deren Artzugehörigkeit an der Zahl ihrer Kernschleifen (S. 176 und 192) zu erkennen ist, artrein waren; der Mischlingscharakter wird vorgetäuscht, da die beiderlei Gewebe entweder nebeneinander wachsen (Sektorialchimäre — Abb. 25) oder, um die Täuschung vollkommen zu machen, sogar über- und durcheinander (Periklinalchimäre — Taf. 1, Fig. 1—3).

Trotzdem ist nicht daran zu zweifeln, daß das Unabhängigkeitsgesetz, gleich so vielen anderen biologischen Gesetzen, nur Regel häufigsten Vorkommens ist, aber auch wirklichen Abänderungen unterliegt: ein Winklerscher Pfropfbastard ist echt, das Solanum Darwinianum; seine Zellen beherbergen eine Kombination aus den Kernschleifenzahlen der Stammeltern. Jedenfalls ist, wie zur Herstellung eines sexuell erzeugten Bastards, auch hier die Voraussetzung dafür, daß Zellen nicht bloß aneinander grenzen, sondern miteinander verschmelzen. Zwei Grenzzellen, je eine im Pfropf- und Stammgewebe, müssen wohl ineinander geflossen sein, um den Pfropfhybrid zu erzielen, — also einen Befruchtungsprozeß vollzogen haben, wie er sonst nur bei den besonders hierfür spezialisierten Keimzellen anzutreffen ist. — Andere sicherstehende Formbeeinflussungen durch Pfropfstücke wurden bei Verpflanzung von Keimdrüsen, entweder des entgegengesetzten Geschlechts oder einer anderen Rasse, beobachtet; sie sind wesentlich anders zu beurteilen als die Pfropfbastarde. Sie bestehen ja nicht darin, daß ein verpflanztes Organ Eigenschaften seiner Nachbarorgane annimmt (Eierstock bleibt natürlich, der Transplantationsregel gehorchend, ein Eierstock auch im fremden Gewebe und im Männchen); sondern durch Fernwirkungen von großenteils innersekretorischer Beschaffenheit, vielleicht unter regulierender Herrschaft der Nervenzentren, wird der Gesamthabitus seines Trägers oder der von ihm gelieferten Nachkommengeneration in gesetzmäßiger Weise umgemodelt. Wir werden uns mit diesen Dingen noch wiederholt zu beschäftigen haben (S. 202 und 269).

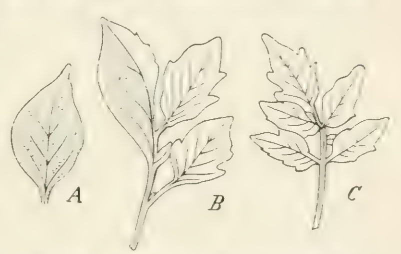


Abb. 25. Sektorialchimäre (B) von schwarzem Nachtschatten (A) und Tomate (C), je ein Blatt. (Nach H. Winkler.)

Außer der Überpflanzung (Transplantation), wobei die zu verpflanzenden Gewebe am neuen Ort anwachsen und lange lebenstätig bleiben sollen, bedient sich die experimentelle Lebensforschung noch einiger anschließender Methoden: der Einpflanzung („Implantation"), wobei das verpflanzte Stück am fremden Ort lose liegen bleibt und früher oder später der Auffaugung (Resorption) anheimfällt; und der Einspritzung („Transfusion"), wobei flüssige Plasmen (Blut, Lymphe) oder Preßsaft aus vorher fest gewesenem Plasma (Organextrakte) unter die Haut (subkutan), in die Leibeshöhle (intraperitoneal) oder in die Adern (intravenös) injiziert werden. Beide Methoden verzichten darauf, das Wachstum des verpflanzten Stoffes zu verfolgen; beschränken sich darauf, seinen chemischen Einfluß auf das Wachstum des als Unterlage gewählten Lebewesens zu beobachten. — Bluttransfusionen führte man ursprünglich mit der Absicht aus, das Blut einer Tierart durch das einer zweiten zu ersetzen und auf solche Weise deren Arteigenschaften zu verändern; man sah bald, daß dieser Tausch wegen der ganz all-

gemeinen Giftigkeit fremder Plasmen nicht gelingen konnte (S. 282). Denn jedes fremde Eiweiß wirkt giftig auf das eigene und wird nur durch Assimilation, also Umbau ins arteigene unter Ausscheidung von Schutzstoffen, entgiftet; mit abnehmendem Verwandtschaftsgrad nimmt der Giftigkeitsgrad zu, — darauf beruht ja auch das verschieden gute Gelingen der Transplantationen nach Gewebe, Individuum und Art. Demnach werden kleinere Mengen fremden Blutes zerstört („hämolysiert"), die Fragmente von den weißen Blutzellen verzehrt; große Mengen aber vergiften mit tödlichem Ausgang.

Den Injektionen und Transfusionen verwandt ist noch die Methode, fremde Plasmen zwecks Prüfung ihrer chemischen und formbildenden Wirksamkeit durch den Verdauungskanal aufsaugen zu lassen. Dies geschieht entweder durch Verfütterung (per os) „intrastomakal" oder durch Klistiere (per anus) „intrarektal". Da die zugeführten Stoffe durch die Verdauungssäfte verändert werden, arbeitet diese Methode weniger zuverlässig; ihre Erfolge, auf dem Gebiete der inneren Sekretion gelegen, kommen im nächsten Kapitel (S. 168 und 169) zur Sprache.

7. Auspflanzung (Explantation)

Die Verpflanzung eines Gewebes an fremden Ort, wo es dem Einfluß seines Stammgewebes entzogen ist, gewährt schon mancherlei Einblicke ins Wesen des Wachstums, die an normaler Stelle unmöglich wären; immerhin bleiben Ernährungs- und Positionsreize (S. 56) übrig, die durch die bloße Anwesenheit von Nachbarteilen gegeben sind. Auch diese Einflüsse sind ausgeschaltet, wenn Gewebestücke aus dem Zusammenhange mit dem eigenen oder fremden Körper ganz losgelöst lebens- und wachstumsfähig erhalten werden.

Die Pflege ausgepflanzter Gewebe geht auf amerikanische Forscher, besonders Harrison, Carrel und Burrows, zurück und knüpft sich in Deutschland vor allen an die Namen Hadda, Oppel und Braus, auf botanischem Gebiete an Haberlandt, der als Vorläufer der Methode im Gesamtgebiete zu rühmen ist; sie besteht im wesentlichen darin, eine kleine Gewebspartie in eine Nährflüssigkeit einzulegen, die ihr die Ernährungsbeziehung zu Nachbarpartien, aus denen sie isoliert wurde, ersetzt, — und ferner darin, die sich anhäufenden giftigen Stoffwechselprodukte, die im Organismus durch zirkulierende Flüssigkeiten weggespült würden, auszuwaschen. Als Kulturgefäß dient ein ausgeschliffener Objektträger, über dessen Mulde ein Deckglas geklebt wird, — an dessen Unterseite hängt ein Tropfen Nährflüssigkeit mit dem Gewebsstück (daher auch „Kultur in hängenden Tropfen", Abb. 26) — oder für Massenkulturen eine größere, flache, sogenannte Gabritschewskysche Schale mit luftdichtem Abschluß zur Verhütung von Infektionen. Als Nährflüssigkeit ist Blutplasma derjenigen Tierart, von der das Gewebe herstammt, am geeignetsten. Zum Auswaschen der Exkretstoffe dient Ringersche Lösung, ein Gemisch von Chlornatrium, Chlorkalzium, Chlor-

kalium und doppeltkohlensaurem Natron in Wasser. Auch Temperaturbedingungen müssen erfüllt sein: menschliches Gewebe z. B. wird in Wärmeschränken (Thermostaten) kultiviert, worin die Temperatur konstant auf 37 ° C erhalten werden kann, denn so hoch ist die Körpertemperatur des Menschen.

Was man nun zu sehen bekommt, ist nicht ein bloßes Abklingen der Lebensvorgänge, ein langsames Sterben: es wäre denkbar gewesen in Erinnerung daran, daß beim Tode des vielgewebigen Organismus nicht alle Teile sogleich ihre Tätigkeit einstellen, sondern in vielen Zellen Stoffwechselprozesse noch einige Zeit ablaufen. Wie der Gesamtorganismus seine zelligen Bestandteile, die er oftmals wechselt, überlebt; so überleben zuletzt diese ihn, wenn er, als Ganzes betrachtet, schon „tot" ist. Isolierte Gewebstücke aber stellen nicht, wie im Kadaver, ihre Funktionen allmählich ein, sondern leben monate-, selbst jahrelang weiter (Abb. 27), ihre Zellen vermehren sich und es werden darin ausgeschnittene Wunden zugeheilt. All das vollzieht sich ohne den mechanischen Druck, ohne die chemischen Sekrete, ohne die nervösen Erregungsübertragungen von seiten benachbarter Gewebe; das isolierte Gewebe ist seiner „Selbstdifferenzierung" überlassen. Und allgemein biologisch ist vielleicht das interessanteste unter den bisher erzielten Ergebnissen der jungen Methode, daß jene Differenzierung eigentlich das Gegenteil einer solchen ist, eine „Entdifferenzierung": während in ganz jungen Kulturen die neuen Zellen noch in der Form ihres Stammgewebes erscheinen, ist es später kaum mehr zu erkennen, ob die Kulturen aus Knorpel, Milz, Haut oder Muskeln hergestellt sind. — Auch über den Chemotropismus (S. 68) der Nervenfaser sind wir erst durch Deckglaskulturen (dank Harrison) ins klare gekommen.

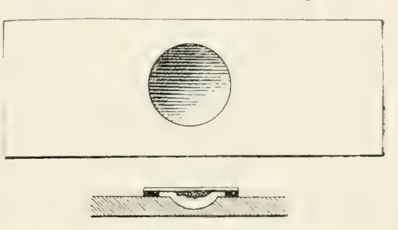


Abb. 26. Gewebskultur („Deckglaskultur", „Kultur im hängenden Tropfen"): oben der als Kulturgefäß benutzte Objektträger mit Hohlschliff, Flächenansicht; unten dessen Seitenansicht mit aufgekittetem Deckgläschen, an dessen Unterseite die Kultur klebt.
(Nach Carrel aus Tekker, „Kosmos" 1913, Nr. 1.)

Es zeigt sich wieder einmal die unüberschätzbare Wichtigkeit der lebenden und Reinzucht: sie erst hat uns eine wissenschaftlich wie praktisch erfolgreiche Bakteriologie begründen helfen; sie hat die ganze Biologie in neue, verheißungsvolle Bahnen gelenkt, seitdem man endlich anfing, das lebende Tier, die lebende Pflanze statt ausschließlich den konservierten Leichnam zu untersuchen. Sie muß uns jetzt unsere schlimmsten Krankheiten bekämpfen lehren, die bösartigen Geschwülste („malignen Tumoren"). Das Wachstum einer Krebsgeschwulst (Karzinoms oder Sarkoms) z. B. kann jetzt in Gewebskultur verfolgt werden; und es ist möglich, dieses Wachstum hemmenden Einflüssen zu unterwerfen, deren Wirksamkeit wir am Menschenkörper nie erstmalig hätten erproben dürfen.

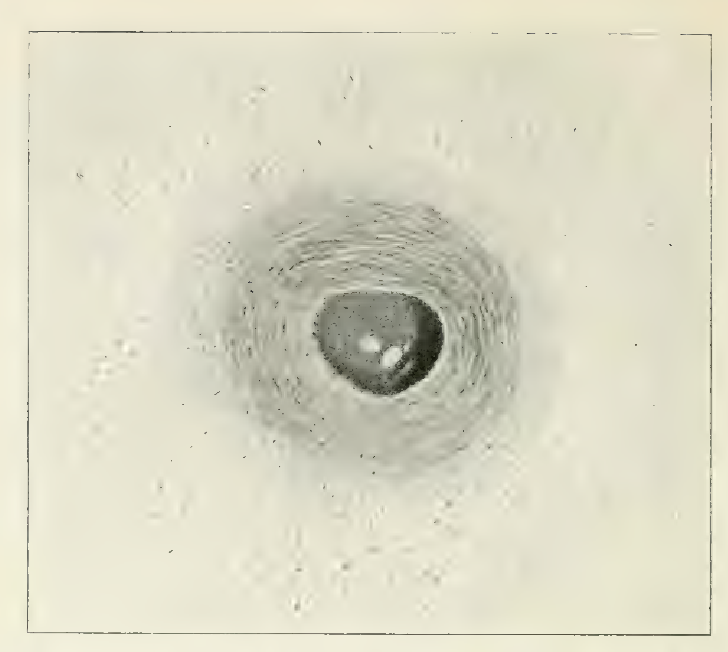


Abb. 27. Explantierte Bindegewebskultur, 30 Tage alt, in der Mitte das ursprünglich isolierte Gewebsstück, inzwischen abgestorben, ringsum das neu hinzugekommene Gewebe mit Wachstumsringen.
(Nach Carrel aus Tekker, „Kosmos" 1913, Nr. 2.)

Der nächstfolgende Schritt wird offenbar darin bestehen, nicht bloß isolierte Gewebe, sondern isolierte Zellen zu pflegen, die Zelle eines vielzelligen Organismus als Urwesen zu behandeln. Auch dazu sind Ansätze gegeben: die entwicklungsmechanischen Versuche, und zwar die künstliche Entwicklungserregung und äußere Besamung von Eiern, die sonst der inneren Befruchtung unterliegen (S. 222); ferner die Lostrennung von Furchungskugeln aus Keimstadien, worauf sich diese Zellen weiterfurchen und entweder Teilembryonen oder kleine Ganzbildungen liefern (S. 149), — sie bilden den einen Anfang. Die Methode Küsters, aus angeschnittenen Oberhautzellen der Zwiebel die „Protoplasten" (den beweglichen Zellinhalt) austreten zu lassen und zu verschmelzen, ist der zweite Anfang; durch solche Zellverschmelzung könnte es gelingen, dem Gebilde eine Lebensfähigkeit zu verleihen, die ihm sonst außerhalb des Gewebsverbandes nicht zukäme, — in gleicher Weise, wie es den beiden Geschlechtszellen durch ihre Vereinigung zur befruchteten Keimzelle gelingt, für sich allein eine neue Entwicklungsepoche durchzuhalten.

Literatur über Wachstum:

Donaldson, H. H., „The growth of the brain". London und Newyork, W. Scott publ. Co., 1909.

Figdor, W., „Die Erscheinung der Anisophyllie". Leipzig und Wien, F. Deuticke, 1909.
Friedenthal, H., „Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen". Jena, G. Fischer, ab 1908.
Friedenthal, H., „Arbeiten aus dem Gebiet der experimentellen Physiologie". Jena, G. Fischer, ab 1909.
Kaestner, S., „Die Entstehung der Doppelbildungen des Menschen und der höheren Wirbeltiere". Jena, G. Fischer, 1912.
Kellicott, W. E., „The growth of the brain and viscera in the smooth dogfish (Mustelus canis, Mitchill)." Americ. Journal of Anatomy VIII Nr. 4, p. 319—353, 1908.
Korschelt, E., „Regeneration und Transplantation". Jena, G. Fischer, 1907.
Marchand, F., „Der Prozeß der Wundheilung mit Einschluß der Transplantation". Stuttgart, F. Enke, 1901.
Minot, Ch. S., „The Problem of age, growth and death". Neuyork und London, G. P. Putnams Sons, 1908.
Morgan, Th. H., „Regeneration". Deutsch von M. Moszkowski. Leipzig, W. Engelmann, 1907.
Nemec, B., „Studien über die Regeneration". Berlin, Borntraeger, 1905.
Rubner, Max, „Das Problem der Lebensdauer und seine Beziehungen zu Wachstum und Ernährung". München und Berlin, R. Oldenbourg, 1908.
Weismann, A., „Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration". Anatomischer Anzeiger XV. Jena, G. Fischer, 1899.
Williamson, Ch. H., „On the Larval and Early Young stages, and rate of growth of the Shore-crab (Carcinas maenas)". XXI. Annual Report of the Fishery Board for Scotland. Part. III, p. 136—177, 1903.
Winkler, H., „Untersuchungen über Pfropfbastarde". Jena, G. Fischer, ab 1912.
(Vgl. auch die Literatur zum folgenden Kapitel über „Entwicklung", ferner die Schriften von Mac Dougal im V., von Loeb, Steinach, Tandler und Groß im VIII., von E. Schultz im IX. Kapitel.)

VII. Entwicklung (Embryogenese)

1. Furchung, Keimblätter- und Organbildung

Im vorigen Kapitel sahen wir davon ab, daß die Fertigstellung eines neuen Individuums nicht bloß Größenzunahme, sondern auch „Entstehung wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit" (Roux) bedeutet. Ganz rein war ja diese Abstraktion nicht durchzuführen, von der wir uns bewußt bleiben müssen, daß sie eine begriffliche ist, methodischer Darstellung zuliebe vorgenommen. Der größte Teil von Vorgängen im Werden des jungen Lebewesens, die keine bloßen Größenschwankungen, sondern Form- und Funktionsänderungen bringen, bleibt trotzdem noch dem gegenwärtigen Kapitel reserviert. Dabei müssen wir uns große Beschränkung auferlegen: es gibt Tausende von Tier- und Pflanzengruppen, die sich in ihrer Form wohl unterscheiden lassen; gilt dies von der Gestalt des ausgewachsenen Organismus, so natürlich auch vom Weg, der zu ihrer Erreichung führte. Seine Verfolgung ist Gegenstand einer speziellen Wissenschaft, der vergleichenden Entwicklungsgeschichte (komparativen Embryologie); die allgemeine Biologie kann davon, getreu ihrer Benennung und Bestimmung, nur das aufnehmen, was ganz großen Lebenskreisen gemeinsam ist. Gemeinsam sind wenigstens allen vielzelligen Tieren die ersten Entwicklungsschritte, und diese also haben wir hier kennen zu lernen.

Die Entwicklung beginnt mit einer einzigen Zelle, die sich abteilt, „furcht". Die ersten Furchungsstadien (Abb. 28) bezeichnet man nach der jeweils erreichten Zellenzahl, spricht also vom Zwei-, Vier-, Acht-, Sechzehnzellenstadium; die abgeteilten Zellen heißen Furchungskugeln („Blastomeren") und teilen sich gleichzeitig; daher kann es kein Drei-, Fünfzellenstadium u. dgl. geben. In kurzer Zeit entsteht ein kugelförmiger Haufen selbst wieder annähernd kugelförmiger Zellen, das Maulbeerstadium („Morula").

Die in seinem Innern befindlichen Zellen bleiben nicht dort; sie drängen peripheriewärts, zur Oberfläche, wo sie mit der Umgebung in Berührung und so in günstigere Ernährungs- und Atmungsbedingungen kommen. Im Innern entsteht dadurch ein Hohlraum, die primäre Leibeshöhle („Blastozöl"), die von einer einschichtigen Zellenlage in Form einer Kugelschale („Blastoderm") allseitig abgeschlossen ist. Die ganze Entwicklungsstufe ist das Blasenstadium („Blastula").

Wenn es so weit ist, war die Größe der Furchungskugeln nicht mehr durchweg gleich geblieben, sondern die am vegetativen Pol (S. 134)

abgeschnürten Zellen sind größer ausgefallen als die übrigen. Ist die Größendifferenz unbedeutend, so durchschneiden die Furchen das gesamte Eimaterial, und wir konstatieren *totale, adäquale Furchung* (Abb. 28, obere Reihe — bei dotterarmen Eiern, Eiern der Schwämme, Nesseltiere, Stachelhäuter, niederen Würmer, Manteltiere, Lanzettfischchen und Säugetiere). Ist viel Dotter vorhanden (bei Rippenquallen, einigen Ringelwürmern, Weichtieren, Schmelzschuppern, Neun-

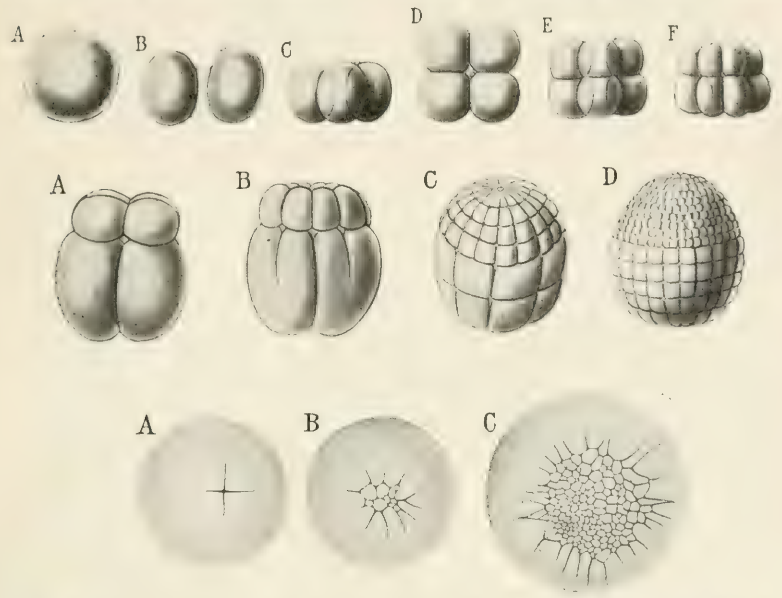


Abb. 28. *Drei Typen der Eifurchung:* Obere Reihe: **totale adäquale Furchung** beim Lanzettfischchen Amphioxus (das kleine Körnchen obenauf ist ein Richtungskörperchen): A ungefurchtes Ei, B Zweizellen-, C Vierzellenstadium von der Seite, D letzteres von unten, E Achtzellen-, F Sechzehnzellenstadium. — Mittlere Reihe: **totale inäquale Furchung** beim Neunauge, vom Vierzellenstadium (A) angefangen zu vorgerückteren Furchungsstadien (C, D). — Untere Reihe: **partielle diskoidale Furchung** beim Huhn (nur der „Dotter" mit „Keimscheibe", auf die sich das Einschneiden der Furchen beschränkt, ist vom Vierzellenstadium an dargestellt).
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

augen und Amphibien), so greifen die Furchen nur langsam durch, und die Zellen des Dotterpoles werden noch größer, weil inzwischen die Teilungen am Kernpol fortschritten: wir haben immer noch eine *totale*, *jedoch inäquale* Furchung vor uns (Abb. 28, mittlere Reihe). Ist das Ei noch reicher an Dotter (Kopffüßler, Haie, Knochenfische, Reptilien, Vögel), so vermögen ihn die Furchen nicht zu zerteilen, die Furchung beschränkt sich dann auf eine flache, die Gegend des Kernpoles einnehmende „Keimscheibe", die durch eine niedrig spaltförmige Furchungshöhle vom Dotter geschieden ist: *partielle, diskoidale* Furchung (Abb. 28, untere Reihe). Endlich ist bei den Gliedertieren eine be-

sondere, ebenfalls durch große Mengen an Nahrungsdotter bedingte Form der Furchung ausgebildet, die superfiziale Furchung. Hier beschränkt sich der Dotter nicht auf den vegetativen Pol, sondern ist im ganzen Umkreise des Eies verbreitet; die Furchung geht im Innern vor sich, aber die Furchungszellen trennen sich voneinander und wandern an die Oberfläche, wo sie sich zum Blastoderm gruppieren; ein Blastozöl gibt es dann nicht, denn die gesamte Furchungshöhle wird vom Dotter ausgefüllt.

Die größeren Zellen der Dotterregion streben nun wieder nach innen: war eine Furchung vorausgegangen, die mit sehr viel, den größten oder ganzen Teil der Leibeshöhle einnehmenden Dotter zu kämpfen hatte, so beteiligen sie sich nicht aktiv, sondern gelangen dadurch ins Innere, daß sie von den seitlich vom animalen Pol nachdrängenden kleinen Zellen überwachsen werden („Epibolie"). In anderen Fällen bewirkt der Platzmangel, der sich als Folge der fortgesetzten Zellvermehrung einstellen muß, daß einzelne Zellen aus dem Blastoderm ins Innere gedrängt werden, entweder nur am vegetativen Pol („unipolare Einwanderung") oder an mehreren Punkten („multipolare Einwanderung"); im Innern vermehren sich dann die eingewanderten Zellen und bilden einen soliden Zellhaufen. Noch einfacher ist es, wenn sämtliche Zellen des Blastoderms sich parallel zur Oberfläche, also konzentrisch teilen, so daß mit einem Male aus der einschichtigen eine zweischichtige Blase geworden ist („Delamination"). Der bei weitem häufigste Fall jedoch (Abb. 29) folgt einer annähernd äqualen Furchung und verläuft so, daß sich die Zellen der Dotterregion in Form eines Kugelsegmentes einstülpen („Invagination"). Jetzt hat der Keimling aufgehört, Kugelgestalt zu besitzen; auch die primäre Leibeshöhle ist nicht mehr rund, sondern abgeflacht, — oft so stark, daß sie nahezu schwindet. Dafür ist durch die Einstülpung eine neue, mit der Außenwelt kommunizierende Höhle entstanden, die Urdarmhöhle („Gastrozöl"): wo keine Einstülpung dazu führt, also bei der Einwanderung und Überwachsung, fehlt sie entweder oder bildet sich nachträglich, indem zwischen den inneren Zellenmassen ein Spalt entsteht, der nach außen durchbricht. Das Entwicklungsstadium, welches somit alles in allem dadurch gekennzeichnet ist, daß die Einschichtigkeit des Blasenstadiums einer Zweischichtigkeit gewichen ist, heißt nach seiner Gestalt das Becherstadium („Gastrula").

Zugleich sehen wir die erste Arbeitsteilung zwischen den Zellen eingetreten; deshalb nennt man auch die beiden Zellschichten, aus denen der Becher besteht, „Primitivorgane" oder, weil später alle anderen Organe daraus entkeimen, „Keimblätter". Das innere Keimblatt oder Darmblatt („Entoderm") dient fortan vorwiegend der Verdauung, heißt daher auch „Urdarm", und die Öffnung, durch die es nach außen mündet, „Urmund"; das äußere Keimblatt oder Hautblatt („Ektoderm") dient als schützende Bedeckung, — bei Tieren, die auf dem Becherstadium schon frei schwimmen, vorläufig auch zur Bewegung, indem auf jeder Zelle schlagende Wimpern oder Geißeln wachsen.

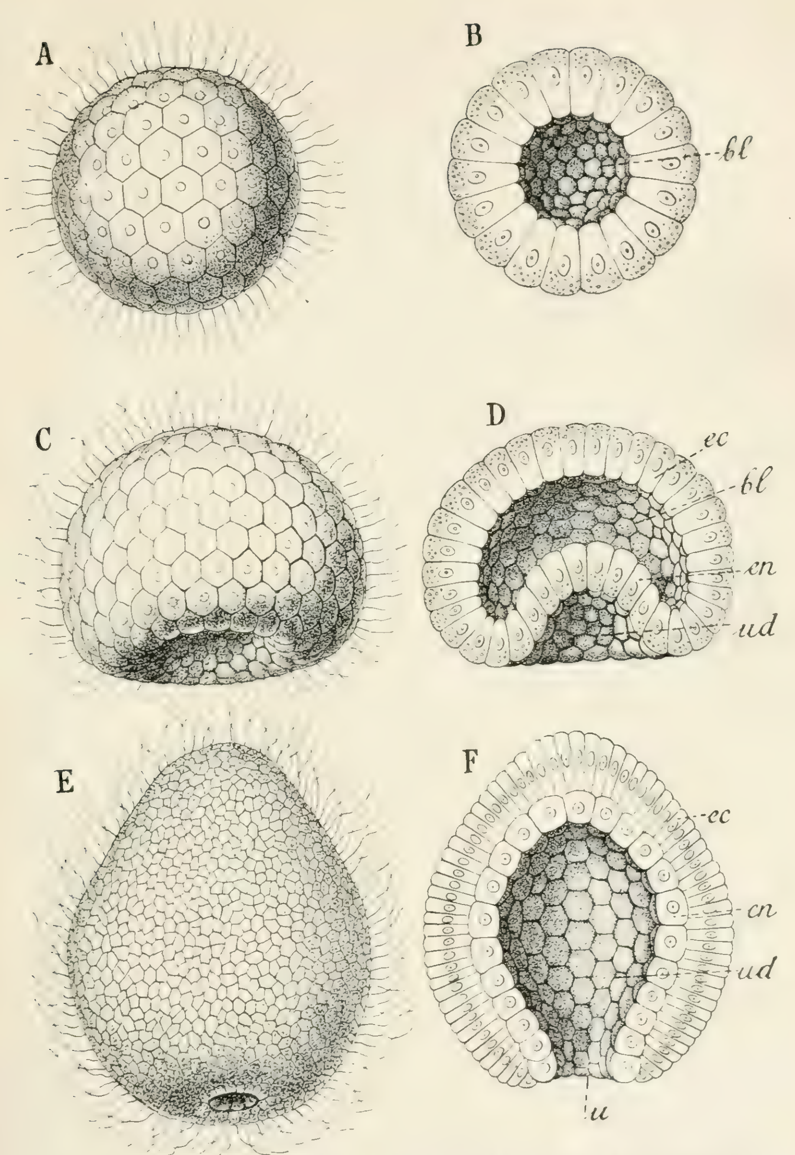


Abb. 29. Bildung des Becherstadiums („Gastrulation") bei einer Koralle: Links im ganzen, rechts im Längsschnitt. A, B Blastula, C, D beginnende Einstülpung, E, F fertige Gastrula. — ec Ektoderm, en Entoderm, bl Blastozöl, u Urmund, ud Urdarm.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

Zwischen innerem und äußerem Keimblatt entsteht nun ein drittes, das mittlere Keimblatt („Mesoderm"). Bei den Hohltieren beschränkt es sich auf Abscheidung einer gelatineartigen Masse, der „Stützgallerte", seitens der Innenflächen der anderen Keimblätter; auch etliche ihrer Zellen verlassen den festen Zusammenschluß und wandern in jene Gallerte ein (S. 152, Abb. 30). Bei allen Tieren jedoch, die im Stammbaum höher stehen als die Hohltiere, geht die Mesodermbildung viel weiter, und es entsteht ein Primitivorgan, das die Harnausscheidung und Erzeugung von Fortpflanzungszellen übernimmt. Die dabei beobachteten Vorgänge lassen sich ähnlich denen der Entodermbildung in zwei Hauptgruppen bringen: entweder lösen sich zwei symmetrisch gelegene Entodermzellen von ihren Geschwisterzellen los und wandern in die primäre Leibeshöhle, wo sie sich selbständig weiterteilen und daher gewissermaßen eine neue Furchung mit Morula- und Blastulabildung durchlaufen; nach Erreichung dieses Stadiums haben wir also paarige Blasen vor uns, die Zölomsäcke, welche eine „sekundäre Leibeshöhle" einschließen, das Zölom. Oder das innere Keimblatt liefert dadurch ein Zwischenblatt, daß es sich beiderseits einstülpt, also gleichsam für sich zwei neue Becherstadien bildet; allein diese schließen sich und schnüren sich dabei vom Entoderm ab, und wir haben nunmehr durch „Faltung" dasselbe Resultat vor uns wie früher durch einzeln losgelöste „Urmesodermzellen": die beiden Zölomsäckchen mit ihren sekundären Leibeshöhlen. Tiere, deren Rumpf eine Gliederung in hintereinander liegende Abschnitte (Segmente) aufweist, bilden ebensoviele Paare von Zölomsäckchen, als sie Segmente besitzen (S. 199, Abb. 50), — in jedem Abteil ein Paar.

Die drei Keimblätter oder Primitivorgane liefern nunmehr das Material für sämtliche Körperteile, die wir bei irgendeinem höherstehenden Tiere zu sehen gewohnt sind: aus dem Ektoderm entsteht die Haut mit ihren Drüsen und Sinnesorganen sowie das Nervensystem; aus dem Mesoderm entstehen die Muskeln und Stützsubstanzen, Bindegewebe, Sehnen, Knorpel, Knochen sowie Blutgefäße und Geschlechtsorgane; aus dem Entoderm der Verdauungskanal (Darm) mit seinen Anhangsdrüsen, ferner Lunge und Nieren.

Die Vorgänge, durch die all jene Entwicklungen möglich werden, sind kaum andere als solche, die wir schon bei Blastulation, Gastrulation und Zölombildung beobachtet haben: 1. Ein- und Ausstülpungen, die sich durch neue Faltungen nach innen oder außen ihrerseits gliedern und durch Abschnürung vom Ursprungsorgan zu selbständigen Organen werden können. Die Form der Einstülpung bestimmt die Form des Organes nach seiner gänzlichen Abschnürung: eine falten- oder rinnenförmige Einstülpung wird zum geschlossenen langen Rohr, wie Blutgefäße und Rückenmark; eine sackförmige Einstülpung zum rundlichen Hohlkörper, wie Geschlechtsorgane und viele innere Drüsen. — 2. Auswandern einzelner Zellen, die sich nachträglich wieder zu festen Verbänden zusammenschließen oder solche durch fortgesetzte

Teilungen aus sich hervorgehen lassen, so mitunter die Bindegewebe. — 3. Solide Wucherungen, die durch Abspaltung (Delamination) vom Ursprungsort getrennt werden und nachträglich Hohlräume in sich ausbilden.

Die ersten Entwicklungsschritte bei höheren Pflanzen seien mit dem Hinweis abgetan, daß auch hier hochgradige Übereinstimmung waltet; man kann auch hier von Furchung, Furchungszellen und einem kugelförmigen „Morula"-Stadium sprechen. Blastula, Gastrula und Zölombildung entfallen zwar, weil es bei Pflanzen keine primäre und sekundäre Leibeshöhle noch einen Urdarm gibt; doch ist „Delamination" der äußersten Zellschicht, des „Dermatogens" (= Ektoderms der Tiere), parallel zur Peripherie in zwei Schichten ebenso weit und allgemein verbreitet, als eben dieser Vorgang im Tierreich (nämlich nur bei der Rüsselqualle Geryonia beobachtet) als Ausnahme vorkommt.

2. Entwicklungsmechanische Versuche

Unter Führung von O. und R. Hertwig, Pflüger und namentlich Roux entstand zu Ende des 19. Jahrhunderts eine neue Wissenschaft, die sich zur Aufgabe stellte, experimentell die ganze Folge von Ursachen und Wirkungen aufzudecken, die vom reifen Ei durch den Organismus wieder zur Bildung reifer Eier hinführt: die Entwicklungsmechanik oder Lehre von den Ursachen der organischen Gestaltungen, somit die Lehre von den Ursachen der Entstehung, Erhaltung und Rückbildung dieser Gestaltungen (Roux). In solch weiter Fassung wird die Entwicklungsmechanik gleichbedeutend mit der gesamten experimentellen Morphologie; da sie sich jedoch in ihrer ersten Zeit ganz vorwiegend an Eistadien betätigte, so fassen wir sie hier enger und nur als experimentelle Entwicklungsgeschichte (experimentelle Embryologie).

Mit ihrer Hilfe konnte zunächst nachgewiesen werden, daß in den Eiern bereits vor der Befruchtung verschiedene Substanzen vorhanden sind, die später organbildend wirken. Wird z. B. das Ei des Steinseeigels in äquatorialer Richtung zerrissen, so entstehen „Halbgastrulä"; aus vegetativen Stücken solche ohne oder mit unvollständigem Hautblatt, aus animalen Stücken solche ohne Darmblatt. Erfolgt jedoch die Zerreißung senkrecht zum Äquator, so entstehen halbgroße „Ganzgastrulä". Die in der Äquatorialgegend vorhandene Grenzzone ist oft schon äußerlich durch einen orangeroten Farbgürtel gekennzeichnet. Umgekehrt ist der Dotter nicht als organbildende Substanz, sondern nur als Nährplasma anzusehen: läßt man Froscheier, die normalerweise eine inäquale, aber totale Furchung zeigen, mit Hilfe eines Zentrifugenapparates im Kreise wirbeln, so kann der ganze Dotter, weil schwerer, in der vegetativen Eiregion zusammengedrängt werden, wenn entsprechende Orientierung des Eies vorgenommen worden war; und nun verläuft die Furchung wie bei einem Vogelei diskoidal und partiell, aber es entsteht schließlich ein normaler Keimling.

Weiterhin wurde darüber experimentiert, wovon die Richtung der einzelnen Furchen abhängt. Roux ließ Samen längs einer Seidenschnur an beliebig gewählte Stellen des Froscheies herantreten; stets greift dann die erste Furche in der Ebene des „Befruchtungsmeridianes" ein, der durch den Kernpol und die Eintrittsstelle des Samens bestimmt ist; senkrecht zu dieser Ebene teilt sich der Kern. In Eiern, wohin die Samenfäden nicht an beliebiger Oberflächenstelle eindringen können, sondern wo diese Stelle durch eine kleine Eingangspforte („Mikropyle") festgelegt ist — wie im Ei des Seeigels —, da ist natürlich auch die Befruchtungs- und die mit ihr zusammenfallende erste Furchungsebene von vornherein bestimmt. Der Grundsatz: die Furchungsebene steht senkrecht auf der Achsenebene der geteilten Kerne, gilt auch für die weiteren Furchungen; diese Achse aber stellt sich stets in den längsten Durchmesser ein. Der Beweis dafür kann durch Pressung der Eier zwischen Glasplättchen erbracht werden: während gewöhnlich meridionale mit äquatorialen (bei diskoidaler Furchung radiäre mit zirkulären) Furchen abwechseln, stehen sie dort allesamt parallel zur Druckrichtung (senkrecht zur Glasplatte), weil die Kerne sich parallel zur Glasplatte, entsprechend dem in dieser Richtung aufgezwungenen größten Eidurchmesser, geteilt hatten; es entsteht eine zellige Platte, deren Blastomeren alle in einer Ebene ausgebreitet liegen. Zwischen lotrechten Glasplatten sind sämtliche Furchen Äquatorial-, zwischen wagrechten Platten Meridionalfurchen, — aufrecht-vertikale Lage des Eies in beiden Fällen vorausgesetzt.

In chemischer Beziehung sind es namentlich die Kalzium- und Natriumsalze, welche die normale Anordnung der Furchungskugeln (nach Plateaus Gesetz der kleinsten Oberfläche) ermöglichen, indem sie teils den Zusammenhalt erhöhen, teils die notwendige Auflockerung gestatten. In kalziumfreiem Seewasser trennen sich die Furchungskugeln voneinander (Herbst), in außerdem natriumfreiem unterbleibt dies; zerfallene Furchungskugeln, neuerdings in kalkhaltiges Wasser gebracht, vereinigen sich wieder. Die Eier des Fisches Fundulus entwickeln sich in destilliertem Wasser ebensogut wie in normalem Seewasser, nicht aber in solchem, das entweder nur Kalzium oder nur Natrium enthält: die Wirkung dieser Stoffe ist demnach eine antagonistische.

Sonstige entwicklungsmechanische Versuche gehen hauptsächlich darauf aus, dem Ei bestimmte Teile zu entnehmen, z. B. einzelne Furchungskugeln zu isolieren, um nun zu sehen, inwieweit sich der Rest oder der entnommene Teil weiter zu entwickeln imstande ist. Daran, was dem Entwicklungsresultat des Restes zu einem ganzen Keimling etwa fehlt, erkennen wir, was aus dem weggenommenen Teil hätte werden sollen, — seine „prospektive Bedeutung" (Driesch); daran, was alles aus dem weggenommenen Teil trotz Fehlens des Restes werden kann, erkennen wir seine „prospektive Potenz". Beim Seeigel kann noch jede Furchungskugel des Vierzellenstadiums, durch Schütteln oder kalkfreies Seewasser isoliert, einen ganzen Seeigel liefern; ihre pro-

spektive Potenz ist also viel größer als ihre prospektive Bedeutung, ist ebenso groß wie die des ganzen Eies. Beim Frosch dagegen liefert schon die eine Furchungskugel des Zweizellenstadiums, wenn die andere durch Anstich verläßlich abgetötet ist, nur einen halben Embryo; meist eine linke oder rechte Hälfte, — ein Beweis, daß die erste Furche mit der Symmetrieebene des entwickelten Tieres übereinstimmt und mithin, nach dem früher Gehörten, Links und Rechts durch die Eintrittsstelle des Samenfadens bestimmt wird. Seltener liefert die eine Froschblastomere eine vordere bzw. hintere Embryohälfte, in welchem Falle die erste Furche mit der Sagittalebene des fertigen Tieres zusammenfiel. Hier ist die prospektive Potenz der Furchungskugeln nur etwa ebenso groß wie ihre prospektive Bedeutung. Zwischen den Extremen, wo ein Bruchstück schon alles, und wo es nur genau ebensoviel zu leisten vermag, als ihm in normaler Entwicklung zukäme, gibt es viele Übergänge, wo ein Bruchstück in verschiedenen Graden zwar mehr, als ihm sonst vorgeschrieben, aber nicht alles leistet. Dem Seeigel analog verhalten sich die Eier der übrigen Stachelhäuter, ferner der Nesseltiere, Schnurwürmer, des Lanzettfisches, Neunauges und der Knochenfische, sowie der Molche, vorausgesetzt, daß die erste Furche der Symmetrieebene entspricht. Mehr oder weniger dem Frosch analog verhalten sich die Eier der Rippenquallen, Rund- und Ringelwürmer, Weich- und Gliedertiere, der Manteltiere und der Molche, wenn hier die erste Furche der Transversalebene entspricht.

Worauf beruhen diese Einschränkungen in der prospektiven Potenz, zumal sie, wie aus der Aufzählung ersichtlich, mit der Stammesgeschichte nichts zu tun haben? Sie können, besonders bei Trennung später Furchungsstadien, darauf beruhen, daß in einer Furchungskugel nicht mehr alle erforderlichen Stoffe vorhanden sind, weil sie bereits auf verschiedene Zellen verteilt worden sind; sie können aber, namentlich bei Isolierung erster Furchungsstadien, auch nur darauf zurückgehen, daß die organbildenden Stoffe, als Vorbereitung ihrer späteren Aufteilung in verschiedene Zellen, einstweilen in verschiedene Regionen derselben Zelle gewandert sind und nicht wieder in diejenige gegenseitige Lage gebracht werden können, die sie im ungefurchten und unverletzten Ei eingenommen hatten. Ist aber eine solche Umlagerung tunlich, dann sind die Furchungskugeln ohne weiteres „alles vermögend" (totipotent); zuweilen kann künstlich nachgeholfen werden, um nachträglich die prospektive Potenz zu vergrößern: diesen Fall finden wir beim Froschei. Frei sich selbst überlassen, ist es stets so orientiert, daß sein schwarzes Feld nach oben, sein weißlichgelbes nach unten blickt; die dunkle Substanz ist nämlich dotterärmer und leichter, die helle dotterreicher und schwerer (nicht aber ausschließlich dotterführend, — vgl. den früher referierten O. Hertwigschen Zentrifugenversuch!). Fixiert man das Ei so, daß der gelbliche, schwerere Pol nach oben, der schwärzliche, leichtere nach unten gedreht verharren muß (O. Schultze), so findet im Innern ein Absinken der hellen, ein Aufsteigen der dunkleren Substanz

statt, bis der frühere Zustand hergestellt ist. Wird der Rouxsche Versuch mit dem Schultzeschen kombiniert, d. h. werden Zweizellenstadien von Fröschen, deren eine Furchungskugel durch Anstechen getötet ist, zwangsweise umgedreht, so ist damit die Möglichkeit einer Neuordnung der verschieden schweren Substanzen herbeigeführt, und nun liefert jede Furchungskugel einen ganzen Keimling.

Daß isolierte Bezirke sich überhaupt weiterentwickeln; daß manche Eier dies in destilliertem Wasser und bei Zusatz verschiedener, hier nicht besonders aufgezählter Chemikalien tun; daß der richtende Einfluß der Schwerkraft, wie zentrifugierte Eier beweisen, dem Eintwicklungsverlauf nichts anzuhaben vermag: dies zusammen beweist, in welchem Grade

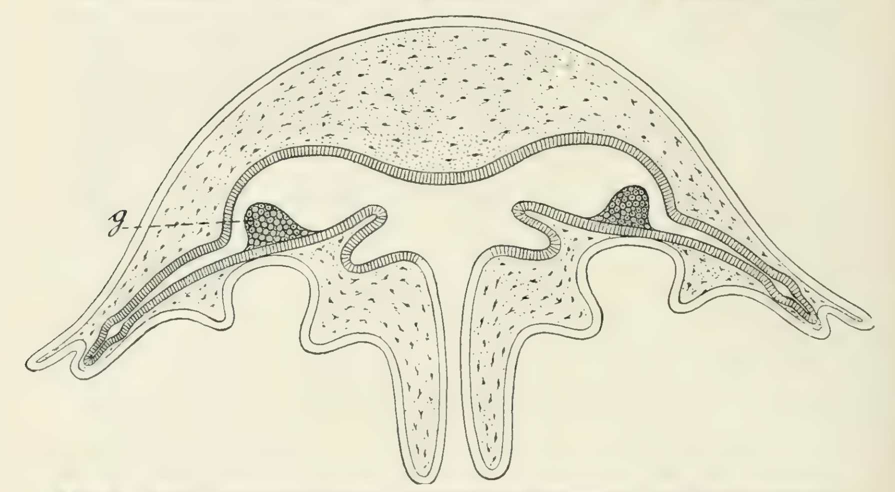


Abb. 30. Qualle (Skyphomeduse), schematischer Längsschnitt. Das innere Keimblatt gestrichelt, die Stützgallerte gepunktet; g Geschlechtsorgane.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

gerade die Eientwicklung — viel mehr als die spätere — von äußeren Faktoren unabhängig ist. Das Ei und seine Keimbezirke bieten in vollem Maße das Bild einer „Selbstdifferenzierung".

3. Biogenetische Rekapitulationsregel

Im Abschnitt „Furchung, Keimblätter- und Organbildung" wurde gesagt, daß die Furchungsstadien einschließlich Blastula und Gastrula allen vielzelligen Tieren gemeinsam seien. Die meisten gehen ja über die Gastrula noch weit hinaus (die Leibeshöhlentiere oder Zölomaten); andere dagegen (die Hohltiere oder Zölenteraten) bleiben zeitlebens auf dem Becherstadium stehen. Am klarsten ist dies bei einer Qualle ersichtlich (Abb. 30): hier haben wir mit ganz geringen Abänderungen eine richtige Gastrula, die mit dem (durch ein Schlundrohr etwas nach innen verlagerten) Urmund nach unten im Meere schwebt

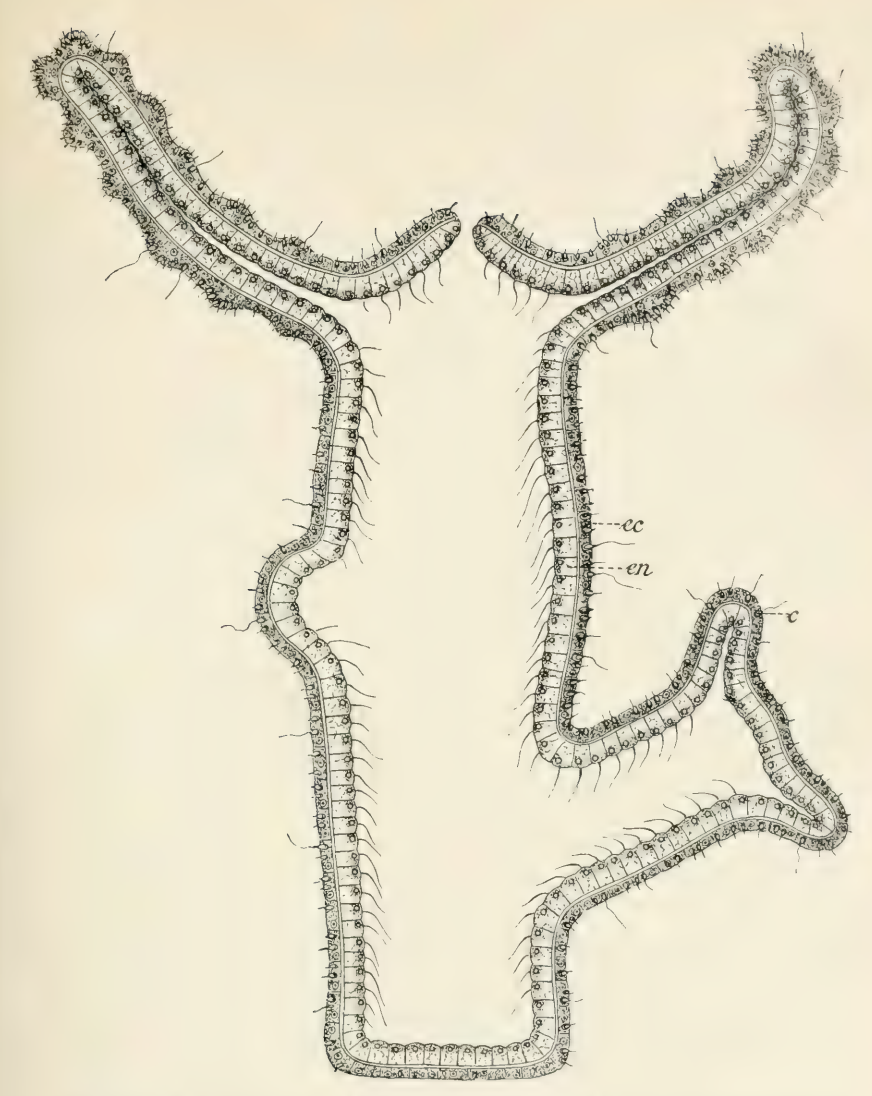


Abb. 31. Schematischer Längsschnitt durch einen Süßwasserpolypen (Hydra): ec Ektoderm, en Entoderm, c Nesselzellen. Zwei Knospen, die linke eben als Ausbuchtung der Leibeswand angelegt, die rechte schon größer und mit Fangarmen, aber Mundöffnung noch nicht in den Magenraum (Urdarm, Gastrovascularraum) durchgebrochen.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

und die Bechergestalt auch im übrigen beibehalten hat, bis auf die Bereicherung durch Fangarme, die im Umkreise des Mundes abwärts hängen und dem leichteren Beuteerwerb dienen. Im Gegensatz zur Qualle ist der Polyp (Abb. 31) ein aufrechtstehender Becher, mit dem

Urmund nach oben, der andere Pol zur Fußplatte gewandelt, womit das Tier sich an der Unterlage festsaugt; sonst wieder fast keine Zutat als der den Mund umgebende Fangarmkranz. Stärker abgeändert ist der Becherbau beim Schwamm (Abb. 32): nach einem freischwimmend verlebten Blasenstadium setzt sich das Tier nicht mit dem Fußpol, sondern mit dem Mundpol fest, — der Urmund verwächst und an seiner Stelle bilden sich in der Leibeswand zahlreiche Kanäle, die mit feinen Poren (daher der Name „Porentiere") nach außen münden und durch einen Flimmerapparat (betrieben in den Geißelkammern von den eigenartigen „Kragenzellen") das Wasser zum Einströmen bringen. Am freien Pol, der also dem verschwundenen Urmund gerade gegenüber liegt, bricht eine neue Öffnung durch, das „Oskulum", bei welchem das zu den Poren hereinbeförderte Wasser nach Entnahme seines Gehaltes an Nahrungspartikeln wieder zum Ausflusse gebracht wird.

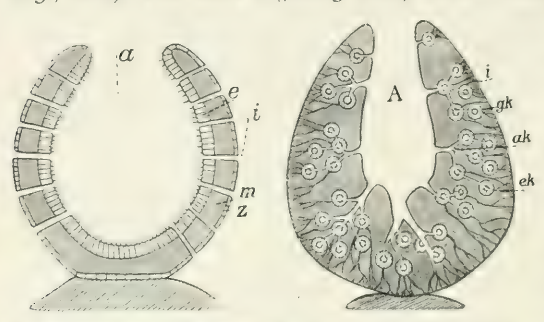


Abb. 32. Schematische Längsschnitte durch einzeln lebende Schwämme: links durch einen niederen Schwamm, rechts durch einen höheren Schwamm, e Entoderm, z Ektoderm, m Stützgallerte, i Poren (Einfuhröffnungen), a Oskulum (Ausfuhröffnung), A Ausfuhrraum, gk Geißelkammern, von Entoderm ausgekleidet, ak ausführende Kanäle.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

Wenn nun alle vielzelligen Tiere ein Gastrulastadium durchlaufen, das beim Stamm der Hohltiere schon Endstadium ist, so hat wahrscheinlich in diesem Tierstamm ein Vorfahr gelebt, der die typische Becherform besaß und von dem sich alle übrigen Tiere ableiten, — die heutigen Hohltiere mit geringen, die höheren Tiere mit bedeutenden Abänderungen und Fortschritten. Jenen mutmaßlichen, gemeinsamen Ahn nennt Haeckel „Gasträa", das Urbechertier; und die dargelegte stammesgeschichtliche Anschauung ist seine berühmte „Gasträatheorie". Aber nicht nur das Becherstadium wird von allen vielzelligen Tieren in jedem Individuum wiederholt, sondern allgemein wiederholt jede höherstehende Tier- und Pflanzengruppe die vorausgehenden Stadien einschließlich der nächst tieferstehenden Gruppe. In dieser Erweiterung wird die Gasträatheorie zum „biogenetischen Grundgesetz", dessen grundlegendste Stütze sie bleibt. Seine kürzeste Fassung lautet: Die Keimesgeschichte (Entwicklung des Individuums) ist eine gedrängte Wiederholung der Stammesgeschichte (Entwicklung der Gruppen). Auch der menschliche Organismus ähnelt am Beginne seiner Entwicklung — als Keimzelle — dem Urtier; später wird er zum Hohltier (Gastrula), noch später zum Wurm; abermals später bekommt er Kiemenspalten und Kiemenbogen wie ein Fisch, von welch letzteren unser Zungenbein ein Rest ist, abnormerweise aber auch

noch mehr zurückbleiben; endlich auf vorgeschrittener Stufe der Embryogenese ist die Frucht irgendeines Säugetieres noch kaum von der einer Menschenmutter zu unterscheiden. Obwohl Darwin, der diese Regelmäßigkeit „Rekapitulationstheorie" nannte, und Fritz Müller, der sie an Krebstieren ausführlich begründete, die keimesgeschichtliche Wiederholung stammesgeschichtlicher Hauptstationen schon früher erkannt hatten, verdankt sie doch erst Haeckels tiefer entwicklungsgeschichtlicher Kenntnis die Anwendung auf alle Tier- und Pflanzenstämme.

Die Entwicklung einer Bohne aus dem Samen läßt aber doch anscheinend jede Andeutung dafür vermissen, daß die Blütenpflanzen eine Ahnenreihe von den Sporenpflanzen herauf durchmessen haben? —: die neuen Studien zeigen immer mehr, daß die vermißten Durchgangsstufen nur wegen ihrer starken Verkümmerung nicht aufgefunden werden konnten, trotzdem aber vorhanden sind. Betrachten wir zuerst die Entwicklung eines Farnkrauts (Taf. I, Fig. 5): auf dem Farnwedel (a) entstehen Sporen (b, c), aus denen ohne Befruchtung ein anfangs algen- (d), dann moosähnlicher (e, f, g) Vorkeim wächst: hier also offenbart sich das biogenetische Grundgesetz zwanglos. Die Vorkeime erzeugen männliche und weibliche Keimzellen (h, i) — manchmal ein und derselbe Vorkeim beiderlei (f), manchmal nur je einerlei —, die aus ihrer Verschmelzung neue Farnwedel (g) hervorsprießen lassen. Auch die höchsten Blütenpflanzen besitzen Vorkeime, und zwar getrenntgeschlechtliche; aber sie sind ganz kümmerlich geworden und bleiben dauernd in den Fortpflanzungsorganen der Blüten eingeschlossen (S. 213, Abb. 56): in den Fruchtblättern liegt der weibliche Vorkeim als „Nährgewebe" (Endosperm) mit der Eizelle; die Staubblätter liefern den männlichen Vorkeim, der als „Pollenschlauch" die Samenzellen durch Narbe und Griffel zu den Eizellen hinunterführt. Nach anderer Auffassung hätte man das Pollenkorn selbst als männlichen, den ganzen Embryosack in der Samenknospe als weiblichen Vorkeim zu bezeichnen; an der Gültigkeit des hier vorgebrachten Prinzips wird durch diese Auffassungsverschiedenheit natürlich nichts verändert.

Welch feine stammesgeschichtliche Unterscheidungen das biogenetische Grundgesetz wahrzunehmen gestattet, erhellt aus folgendem Beispiel: Felsklippen der Adria beherbergen dunkle Abarten der auf dem Festland grünen, braunstreifigen Wieseneidechse (Lacerta serpa); von bloßer Verdüsterung zu einfarbigem Pechschwarz gibt es sämtliche Übergänge (vgl. auch S. 285, Abb. 77), und nirgends zwei Inseln, deren Bewohner einander gleichen. Auf Brusnik lebt eine Form, deren erwachsene Männchen bis auf blaue Bauchrandschildchen kohlschwarz sind; die Jungen aber zeigen die scharfe Längsstreifung der Stammform, nur ist die Grundfarbe nicht grün, sondern braun, — Spuren der Streifung erhalten sich noch beim erwachsenen Weibchen. Auf Kamik und Pomo jedoch erscheinen die Eidechsen beiderlei Geschlechtes ganz schwarz; erst die frisch dem Ei entschlüpften Jungen belehren, daß eigentlich die Form von Kamik den Endpunkt der Schwärzung (des „Melanismus") dar-

stellt; die von Pomo besitzen nämlich noch die Streifenzeichnung, die von Kamik nicht mehr oder nur sehr undeutlich.

Wichtige Beiträge zum biogenetischen Grundgesetz liefert die Regenerationslehre: nicht nur beim erstmaligen, sondern auch beim nochmaligen Wachstum wiederholen sich frühere, teils keimes-, teils sogar stammesgeschichtliche Zustände (hypotypische und atavistische Regenerationen). Bleiben wir bei den geschwärzten Inselrassen der Eidechse: ihr Schwanz besitzt im Falle der Regeneration auf einer Zwischenstufe häufig die lichte Färbung und Zeichnung der Stammform. Es gelang mir durch künstliche Mittel, den ganzen Schwärzling („Nigrino") in diese Stammform aufzuhellen: dann wiederholt einige Zeit noch der fertig nachgewachsene Schwanz die ursprüngliche Dunkelfärbung. Nicht die Farbe, sondern die Schuppengestalt des regenerierten Echsenschweifes verhalfen Werner zu Vermutungen über verwandtschaftliche Zusammenhänge der Gattungen und Familien. Die Fangheuschrecke tritt in zwei Hauptfärbungen auf: Grün und Braun. Während der Larvenentwicklung kann dasselbe Exemplar von einer zur anderen Farbe übergehen; regeneriert nun die braun gewordene Schrecke ein Bein, so wird es zuerst grün; umgekehrt das einer grün gewordenen zuerst braun.

Regenerationsvorgänge beweisen manchmal das Walten des biogenetischen Grundgesetzes, wo es auf anderem Wege zu versagen scheint: der schwarzgelbe Erdmolch, an dessen Farbkleid sich durch Haltung auf gelbem bzw. schwarzem Grund gleichsinnige, erblich werdende Verschiebungen im Bereiche der beiden Farbenbezirke vornehmen lassen, trägt den annähernden Typus seines endgültigen Zeichnungsmusters schon gleich nach Verwandlung aus der noch nicht gelbschwarzen, sondern braungrauen Salamanderlarve. Schneidet man nun Hautstückchen heraus, so regeneriert für gewöhnlich, wie nicht anders zu erwarten, gelbe Haut gelb, schwarze schwarz, scheckige zweifarbig unter Einhaltung der Grenzkonturen. Hat man aber ein Stück gelbe Haut entfernt, die vorher schwarz gewesen war, so nimmt die Ersatzhaut zunächst Anlauf, wieder schwarz zu werden; dann bildet sich unter dem schwarzen eine Schicht gelber Farbstoff, es entsteht als zweite Durchgangsstufe eine ölgrüne Interferenzfarbe, die sich schließlich zu Reingelb aufhellt. Hat man ein Stück schwarze Haut entfernt, die vorher gelb gewesen war, so zeigt die nachgewachsene Haut das Bestreben, wieder gelb zu werden; dann erst bildet sich zwischen dem gelben schwarzes Pigment, es entsteht als zweites Durchgangsstadium eine schmutzig graugelbe Mischfarbe, die sich endlich zu Tiefschwarz verdüstert. Diese Ereignisse beziehen sich auf farbenunwirksame Böden. Entfernt man jedoch gelbe, vorher schwarz gewesene Haut, und das Tier lebt während des Heilungsprozesses auf gelbem Grund, so entfällt das erste, total schwarze Durchgangsstadium; es entsteht übereinander gelagertes schwarzes und gelbes Pigment gleichzeitig, — der ölgrüne Fleck, der jetzt in sehr kurzer Zeit das reingelbe Endstadium erreicht. Entsprechend umgekehrt nach Ent-

fernung schwarzer, gelb gewesener Haut und Haltung auf schwarzem Grund. So gewährt uns das Experiment mehr, als wir anfangs forderten: nicht nur die Gültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes zeigt es, sondern verschafft uns außerdem die Einsicht, warum wir in der Keimentwicklung so oft Formen missen, die unbedingt zu seinen Ahnen gehört haben, — es gestattet ursächlichen Einblick ins Getriebe, wo die Natur Spuren der Stammesgeschichte in der Individualgeschichte verwirrt, verwischt, verfälscht, — durch Neuerwerbungen („Caenogenesis") von außen den alten inneren Gang („Palingenesis") verändert.

Aber nicht bloß Durchgangsstadien fallen zum Opfer, wenn das Lebewesen neue Pfade der Anpassung wandelt; sondern oft genug sogar Reifestadien; und hier ist der Punkt, wo das biogenetische Grundgesetz seine härteste Prüfung bestehen muß. Ehe wir darauf eingehen, müssen wir einiges über Larvenentwicklung und deren möglichen Stillstand („Epistase") vorausgeschickt haben; abschließend sei nur noch bemerkt, daß das biogenetische Grundgesetz uns in diesen Fällen seine Hilfe versagt. Es bleibt zwar gültig, wenn wir uns dessen bewußt bleiben, daß es ja keine unveränderte Wiederholung der Ahnenformen fordert, sondern nur eine durch spätere Erwerbungen modifizierte; betrifft aber die Modifikation keine Zwischen-, sondern Endstadien, so hört es aus Gründen, die uns bald verständlicher klingen werden, auf, der „Ariadnefaden" zu sein, der unser Verständnis durchs Labyrinth der Entwicklungsformen leitet. Diese Beschränkung war für Roux maßgebend, um vom biogenetischen Grundgesetz nur mehr als von einer Regel häufigen Vorkommens zu sprechen und es demgemäß „Ontogenetische Rekapitulationsregel" zu benennen. Es ist dies nichts weiter als gemeinsames Geschick aller Natur-„Gesetze" und der Lebensgesetze im besonderen: sie sind nicht starr, sondern den Umständen nach veränderungs- und bewegungsfähig, untertan jenem größten Gesetze der Anpassung, dem auch das biogenetische Geschehen seine Wege dankt.

4. Direkte und indirekte Entwicklung

Wir sehen die biogenetische Wiederholungsregel in vielen Fällen bestätigt, wo das junge Lebewesen nach Verlassen seiner Keimhüllen noch keineswegs dem alten gleicht, sondern als pflanzlicher „Sämling", als tierische „Larve" noch eine Verwandlung („Metamorphose") durchmachen muß, um die endgültige Form zu erreichen. Inwiefern dies in der Pflanzenwelt zutrifft, ist im vorigen Abschnitt berührt worden; noch sei erwähnt, daß die ersten Blätter der Blütenpflanzen („Primordialblätter") sich in ihrer Form von den späteren oft unterscheiden und dann biogenetische Spekulationen anregen, — die Hülsenfrüchtler und manche Kreuzblütler (Hirtentäschel) sind bekannte Beispiele dafür, deren Zahl bei Besprechung der Entwicklungshemmungen noch erweitert werden soll.

Die niedere Tierwelt ist reich an stammesgeschichtlichen Larvenformen: die Trochophora (Abb. 33) darf, weil zwei großen Stämmen, den Würmern und Weichtieren, gemeinsam, vielleicht als bedeutsamste gelten. Sie ist zweiseitig-symmetrisch, meist von verkürzt-eiförmiger Gestalt. Am vorderen Körperende (Scheitel- oder Apikalpol) findet sich ein Schopf kräftiger Wimperhaare (apikaler Wimperschopf); ein äquatorial vor dem Munde gelegener (präoraler) Wimperkranz teilt die Körperoberfläche in eine vordere (Scheitelfeld) und hintere Hälfte (Gegenfeld). Hinter dem Munde liegt parallel der postorale Wimperkranz; zwischen beiden Wimperkränzen eine Zone zarter Wimpern, die adorale Wimperzone. Vom Munde erstreckt sich eine Wimperfurche bis ans Hinterende (den Gegenpol): der ventrale Wimperstreif. Häufig tritt noch ein präanaler Wimperkranz (vor dem After) hinzu. Die Trochophora

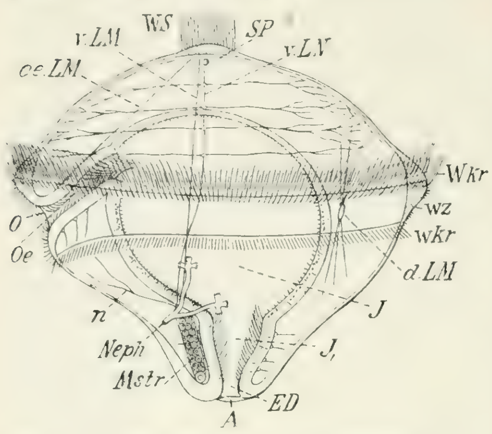


Abb. 33. Trochophoralarve des Wurmes Polygordius: Wkr präoraler, wkr postoraler Wimperkranz, wz adorale Wimperzone, WS apikaler Wimperschopf, O Mund, Oe Speiserohr, J Magen, J, Darm, ED Enddarm, A After, Neph Nierenkanälchen, Mstr Mesodermstreifen, v.LM bauchseitiger, d.LM rückenseitiger Längsmuskel, oe.LM Längsmuskel zur Speiseröhre, SP Scheitelplatte, v.LN bauchseitiger Längsnerv („Schlundkommissur"), n Nerven. (Nach Hatschek.)

besitzt ein Hautnervensystem mit Sinnesorganen; der hufeisenförmige Darm besteht aus Schlund, Mittel- und Afterdarm. — Die „Protrochula", eine Larvenform der Plattwürmer, geht dem Trochophorastadium unmittelbar voraus; sie besitzt keinen Afterdarm, und die Sonderung des Mitteldarmes in zwei Abteilungen ist noch nicht ausgeprägt.

Die Beschreibung der Trochophoralarve gibt Gelegenheit zum Nachtrag eines der interessantesten entwicklungsmechanischen Experimente: wir betonten zu Anfang dieses Kapitels, daß die Scheidung der Entwicklungsprozesse in Wachstum und Differenzierung eine rein begriffliche Abstraktion sei; mitunter kann sie aber doch konkret, die das Größenwachstum bedingende Zellvermehrung von der Organbildung experimentell getrennt werden. Lillie brachte an Eiern des Borstenwurmes Chaetopterus künstliche Entwicklung ohne Besamung (jungfräuliche Zeugung vgl. S. 222) zuwege: dabei fanden Kernteilungen statt, die aber nicht zu Abschnürungen im Zelleib, nicht zur Furchung führten, so daß schließlich alle Kernstücke wieder beisammen lagen; ihre Zahl entsprach der Summe aller, die bei normaler Befruchtung in den

Zellen hätten liegen sollen. Trotzdem kam es zur Entstehung trochophoraähnlicher Embryonen.

Wichtige stammeshistorische Larvenformen besitzen die Stachelhäuter: sie weisen auf gemeinsamen Ursprung mit den Eichelwürmern oder Binnenatmern (Enteropneusta) hin und verbinden so den Stachelhäutertypus mit dem Wurmtypus. Die Eichelwurmlarve, die „Tornaria“, ist ganz ähnlich organisiert wie die „Bipinnaria“ und „Brachiolaria“ der Seesterne, die „Auricularia“ der Seewalzen und die „Pluteus“-Larve der Seeigel: sie besitzt eine doppelte Wimperschnur und einen präanalen Wimperkranz; eine Aussackung des Darmes bildet die Vorstufe zum „Wassergefäßsystem“, das bei jenen Tieren als Pump-

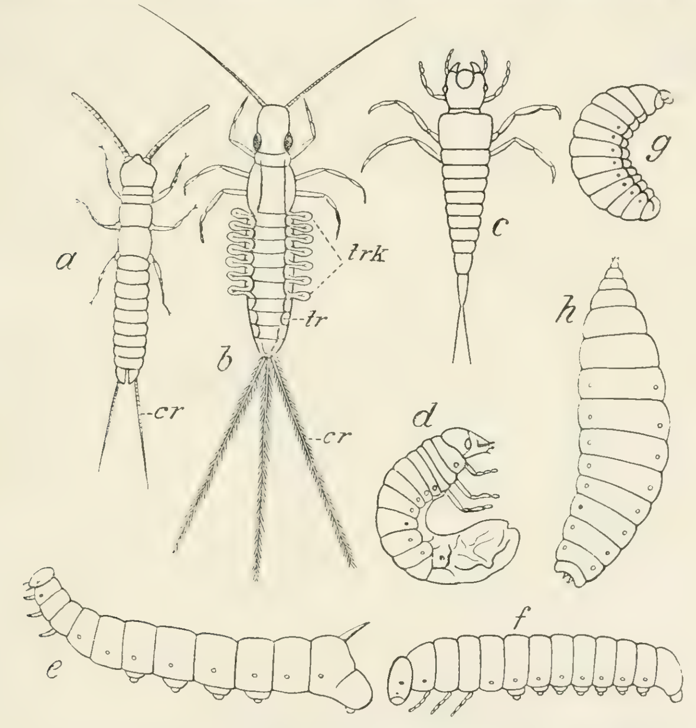


Abb. 34. Verschiedene Insektenlarven und ihr Urbild, das flügellose Insekt Campodea (a). — b Larve einer Eintagsfliege, c eines Schwimmkäfers, d Engerling eines Maikäfers, e Schmetterlingsraupe eines Abendfalters, f Afterraupe einer Blattwespe, g Made einer Ameise, h Made einer Fliege. (Nach Packard, Korschelt-Heider und Ratzeburg aus Schmidts Wörterbuch der Biologie.)

werk die Bewegung vermittelt; am Scheitel befindet sich eine Hautverdickung (Scheitelplatte) mit zwei Augenflecken.

Die Insektenlarven (Abb. 34 — z. B. Raupen der Schmetterlinge, Afterraupen der Blattwespen, Maden der Fliegen und stechenden Hautflügler, Engerlinge der Blatthornkäfer) wiederholen



Abb. 35. Nesselfalter, kleiner Fuchs (Vanessa urticae), Raupen, links jung nebst abgestreiften Häuten, rechts eine Raupe im Begriffe sich zu verpuppen.
(Naturphotos von A. Cerny. Originale.)

innerhalb der Einschränkungen, die Späterwerbungen mit sich bringen, entweder die Gestalt eines der niedrigsten ungeflügelten Insekten („Campodea"-Larve der Pelz-, Netz- und Trugnetzflügler) oder eines Tausendfußes oder Wurmes; unwillkürlich hat dem der Volksmund Ausdruck verliehen, wenn er die Schnellkäferlarven „Drahtwürmer", die des Müllerkäfers „Mehlwürmer", die des Kornrüßlers schwarze, der Kornmotte weiße „Kornwürmer" nennt. Die Amphibien-, besonders die Froschlarven („Kaulquappen") ähneln Fischen, während die planktonisch (schwebend) lebenden Larven vieler Krebse (z. B. die „Zoëa" der Krabben) derart mit Anpassungsmerkmalen beladen sind, daß man darin die Ursprungsform nicht mehr erkennt.

Bei den Haut-, Zwei-, Pelz- und echten Netzflüglern, den Käfern und Schmetterlingen (Abbild. 35—38) ist zwischen Larve und Volltier („Imago") noch ein Stadium eingeschaltet, die Puppe („Chrysalis"), weshalb man genannte Kerbtierordnungen, also solche mit „vollkommener Verwandlung" (holometabole Insekten) denen mit „unvollkommener Verwandlung"



Abb. 36. Nesselfalter, kleiner Fuchs (Vanessa urticae), Puppen („Stürzpuppen").
(Naturphotographie von A. Cerny, Original.)



Abb. 37. **Nesselfalter, kleiner Fuchs** (Vanessa urticae), Puppen im Begriffe, den Schmetterling ausschlüpfen zu lassen: bei a sieht man einen Fühler, bei b schon einen Flügel vorgestreckt.
(Naturphotographie von A. Cerny, Original.)

(hemimetabole Insekten) gegenübergestellt. Bei diesen, den Trugnetz-, Gerade- und Lederflüglern, den Kau- und Schnabelkerfen geht die Larve durch Vermittlung einer „Nymphe", die sich von der Larve nur durch Besitz von Flügelstummeln unterscheidet, allmählich ins Volltier über. Unter den Holometabolen kann die Stadiengliederung in Larve, Puppe und Imago gelegentlich — Pflasterkäfer! — als *Überverwandlung* („Hypermetamorphose" — Fabre) durch Hinzutreten von zweierlei aufeinanderfolgenden Larvenformen und Scheinpuppen („Pseudochrysaliden") Komplikationen erfahren. Die wichtigsten Merkmale, damit von einer Puppe gesprochen werden kann, werden im vorübergehenden Verzicht auf Ortsbewegung und Einstellung der Nahrungsaufnahme gesehen; lassen wir nur das letztere Merkmal gelten — und dazu sind wir gezwungen, denn schon manche Insektenpuppen, am meisten die der Mücken, sind sehr beweglich —, so fällt die Schranke, welche diesen diskontinuierlichen Entwicklungsgang als ausschließliches Eigentum der holometabolen Insekten von dem anderer, sich indirekt entwickelnder Tiere trennt.



Abb. 38. **Nesselfalter, kleiner Fuchs** (Vanessa urticae), Schmetterling, vor kurzem ausgeschlüpft, noch auf seiner leeren Puppenhülse sitzend.
(Naturphotographie von A. Cerny, Original.)

Wohl bei allen Verwandlungen erleidet der Nahrungserwerb vor ihrem Eintritt eine Unterbrechung; ja die Hungerepisode wird für Durchführung der Metamorphose ursächlich, indem sie die Auffaugung larvaler Gewebe ermöglicht; dementsprechend sind die Imaginalstadien gewöhnlich zunächst merklich kleiner als die voraufgegangenen Larvalstadien. Die vollendete Resorption der Reservestoffe aus den Samenlappen („Kotyledonen") der Pflanzen ist das Signal für wichtige Umgestaltungen der Belaubung im Sinne der Erreichung ihrer definitiven Gestalt; das Fasten führt den „Metanauplius" der niederen Krebse von ihrer Naupliuslarve zur Endform, bringt das „Megalops"-Stadium der höheren, kurzschwänzigen Krebse von der Zoëalarve zur fertigen Krabbe, veranlaßt bei der vierbeinig gewordenen Kaulquappe das Schrumpfen des langen Ruderschwanzes. „Unser Frosch," sagt Looß, „kann während seiner Verwandlungszeit gar nicht fressen . . . genau aus demselben Grunde, wie er für eine Schmetterlings- oder Fliegenpuppe maßgebend und hier allgemein bekannt ist . . . Denn während der Verwandlung ist bereits die Mundöffnung einerseits weder imstande, die Nahrung aufzunehmen, welche die Kaulquappe genoß; durch die Entwicklung der knöchernen Kieferbogen des ausgebildeten Frosches sind die Bewegungsmuskeln der hornigen Larvenkiefer außer Tätigkeit gesetzt, diese selbst aber sitzen nur noch ziemlich lose den Mundrändern auf und vermögen nicht mehr an festen Gegenständen zu nagen; noch ist sie andererseits in der Lage, die Nahrung des erwachsenen Frosches zu erbeuten und festzuhalten . . . der Darm vom Beginn des Oesophagus bis zu seiner Erweiterung ins Rectum war stets und ausnahmlos leer."

Viele Gründe sprechen dafür, die indirekte („heteroblastische") Entwicklung mit Vorstadien und Verwandlung als das ursprüngliche, die direkte („homoblastische") Entwicklung, wobei die Organisation des neugeborenen Lebewesens bis auf Dimensionsverschiebungen der des alten gleicht, als das abgeleitete Geschehen aufzufassen. Wie läßt sich nun der Übergang von der einen zur anderen verstehen? Wenn gewisse flügellose Insekten, z. B. die Bettwanze, nach dem Verlassen des Eies schon das verkleinerte Abbild des erwachsenen Tieres darstellt, so ist dies nur bedingt durch das, man möchte sagen zufällige Fehlen desjenigen Organes, das hier den Hauptunterschied zwischen Larve und Imago ausmacht, — eben der Flugwerkzeuge. Das ist also nur dem Scheine, nicht dem Wesen nach direkte Entwicklung; dies Wesentliche ergibt sich vielmehr dadurch, daß immer mehr Vorstadien noch im Ei durchlaufen werden, zuletzt mit Einschluß der Metamorphose. Bezeichnend ist, wie einander nahestehende Formen, von denen die einen im Meere (ihrer eigentlichen Heimat) leben, die anderen ins Süßwasser oder ans Festland wanderten, sich in ihrer Entwicklung verhalten: Schritt für Schritt läßt sich insbesondere bei den Würmern, Weichtieren und Krebsen verfolgen, wie die Meeresformen eine komplizierte Verwandlung durchmachen (z. B. Nereïs als Ringelwurm, Hummer als Krebs, marine Schnecken), während die Binnenformen sich

direkt entwickeln (z. B. Regenwurm, Blutegel, Flußkrebs, Sumpfdeckelschnecke).

Beim Übergang vom Wasser- zum Landleben zeigen die Frösche dasselbe: in dem Maße, als sie ihre Entwicklung außer Wasser verlegen und dadurch von ihrem heimatlichen Elemente unabhängig werden, schlüpfen die Larven später aus dem Ei. Man kann die gewöhnliche Froschentwicklung nach den Fortschritten der Atmungs-, Bewegungs- und Ernährungswerkzeuge in folgende Perioden zerlegen: reine Hautatmung; Entstehung äußerer Kiemen; Ersatz durch innere Kiemen und Lungen; Hervorsprießen der Hinter-, der Vorderbeine; Abhäuten des Hornkieferapparates und Ersatz durch das breitklaffende Froschmaul; Schrumpfen des Schwanzes. Unsere westeuropäische Geburtshelferkröte (Alytes) verläßt das Ei auf dem fußlosen Stadium mit inneren Kiemen — desgleichen unser Laubfrosch, wenn durch Wasserentzug künstlich dazu gezwungen! Bei experimenteller Steigerung des Vorganges, Beschleunigung der Embryonalentwicklung durch Wärme, Verzögerung der Ausschlüpfbewegungen durch Finsternis und Feuchtigkeitsmangel, verläßt die Geburtshelferkröte das Ei erst auf dem Stadium mit Hinterbeinen; ein südamerikanischer Baumfrosch (Hyla goeldii) verläßt es als vierbeinige Quappe mit langem, der Antillenfrosch (Hylodes) mit Stumpfschwanz, ein großer Frosch der Salomonsinseln (Rana opisthodon) bereits ganz ohne Schwanz. Weitere Stufen dieses Prozesses, bzw. Begleiterscheinungen desselben, sind Lebendgebären und Brutpflege, wovon erst im nächsten Kapitel die Rede sein soll. Um den Keimling eine um so vieles längere Zeit in sich behalten und ernähren zu können, muß das Ei reich mit Dotter ausgestattet und daher größer sein, was hinwiederum mit Einschränkung der Eierzahl Hand in Hand geht. Im Pflanzenreich sehen wir den analogen Prozeß im Auftreten von Reservestoffen im Samen, teils als freies „Endosperm“, teils gebunden an die 1—15 „Kotyledonen“; ganz in diesen Nährgeweben eingebettet liegt der Keimling, bereits deutlich in Würzelchen, Stämmchen und Knöspchen gesondert und daher zu mehr minder „direkter“ Entwicklung bereit.

5. Entwicklungshemmung (Epistase)

Alle Entwicklungsvorgänge sind nicht nur durch den Umfang der Entwicklungsarbeit, sondern einigermaßen auch durch die Zeit bestimmt, in der sie jene Arbeit leisten; und durch die Reihenfolge, in der die einzelnen Organbildungen auftreten. Der Schmetterlingssammler weiß genau, wie lange diese oder jene Raupe zur Verpuppung braucht und wie lange ihre Puppenruhe dauert; der Viehzüchter kennt die Trächtigkeitsdauer seiner Haustiere, der Landwirt berechnet beim Säen im voraus die Zeit der Ernte. Freilich unterliegt diese Zeitbestimmung Schwankungen, die ihrerseits von den verschiedensten äußeren und inneren Einflüssen, als Klima, Gesundheits- und Ernährungszustand, bedingt

sind. Eine Raupe oder Kaulquappe, die zu wenig zu fressen bekommt, oder zwar genug, aber nicht die richtige Nahrung — Raupe etwa nicht die ihr zusagende Futterpflanze, Quappe nur vegetabilisches Futter ohne Fleisch —, befindet sich monatelang mit all ihren Organen und Geweben, ihrem Größen- und Gesamthabitus auf gleichem Stadium wie zu Beginn der Not: sie ist zur kränklichen Kümmer-, in unserem Beispiel zur Hungerform geworden.

Es gibt aber Einflüsse, die den Organismus zwingen, Jugendstadien beizubehalten, ohne daß er im übrigen eine Herabminderung seiner Konstitution erfährt; Einflüsse, die sein Wachstum ungehemmt fortschreiten lassen, aber den Differenzierungen Halt gebieten, — wodurch abermals, wie bei Lillies Trochophoralarven aus ungefurchtem Ei, die sonst nur abstrakt zu scheidenden Grundprozesse der Entwicklung, Größenzunahme und Differenzierung, getrennt wären. Wie das gemeint ist, zeigt eine Kaulquappe, die ebenso rasch oder sogar rascher wächst als der verwandelte Frosch; die aber immer noch wasserlebende, kiemenatmende Quappe ist zu einer Zeit, da sie längst am Ufer hüpfen sollte. Allerdings leistet sie auch Entwicklungsarbeit: bekommt ihre Gliedmaßen, nach Abwurf der Hornkiefer ihr klaffendes Froschmaul, — atmet aber neben Lungen immer noch durch Kiemen und besitzt noch den mächtigen Larvenschwanz. Man nennt das Festhalten einzelner oder vieler infantiler Merkmale über den normalen Termin hinaus „Neotenie" und spricht von partieller Neotenie, wenn die Verwandlung noch vor Geschlechtsreife schließlich eintritt; von totaler Neotenie, wenn die Jugendform als solche fortpflanzungsfähig wird und sich dann meist überhaupt nicht mehr verwandelt.

Neotenie ist im Tier- und im Pflanzenreich weit verbreitet. Am auffälligsten ist sie bei indirekter Entwicklung, weil das Behalten von Larvencharakteren stärker absticht als das Stehenbleiben eines relativ untergeordneten Merkmals bei Lebewesen, die im großen und ganzen von der Geburt an gleich aussehen. Wenn Molch-, Frosch- und Insektenlarven in ihrem Zustande verbleiben, ist es sinnfälliger, als wenn Lachsforellen, statt im Meere das „Lachsstadium" zu erreichen, in Flüssen und Seen nicht übers „Forellstadium" hinausgehen; und wenn ein Mensch neotenisch wird, indem er sein Milchgebiß nicht wechselt oder das Überbleibsel eines Kiemenbogens behält. — Gut ausgeprägte Neotenien bei Pflanzen beginnen jetzt erst die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich zu lenken: die Froschlöffelgewächse haben zuerst spreitenlose, band- oder schleifenförmige, meist unter Wasser verbleibende Blätter, während die später über den Wasserspiegel treibenden Blätter in Stiel und lanzett- bis pfeilförmige Spreite gesondert sind; im tiefen Wasser persistieren die Schleifenblätter, und dennoch werden Blütenstände angelegt, die mit ihren Schäften das Niveau erreichen und sich zu normalen Blüten entfalten. Die phyllodineen Akazien treiben in der Jugend fiedrige Blätter, später nur noch blattartig verbreiterte Stengelgebilde (Phyllodien), und erlangen erst im letzten Stadium die Blüten-

reife; in feuchten Waldgebirgen können aber die gefiederten Jugendblätter behalten und die später doch erscheinenden Phyllodien auf wenige Stellen unterhalb der Blütenstände beschränkt werden.

Geschlechtsreife Jugendformen kommen noch in anderer Weise zustande als dadurch, daß die Weiterentwicklung entsprechend lange verschoben wird; nämlich auch dadurch, daß die Geschlechtsreife selbst entsprechend verfrüht wird. Dann liegt nicht Neotenie, sondern „Progenese“ vor: Neotenie ist die Erhaltung kindlicher Charaktere beim Erwachsensein, Progenese Eintritt der Zeugungsreife vor dem Erwachsensein. Obwohl beide Erscheinungen ihrem Wesen nach geradezu gegensätzlich sind und dementsprechend auch durch konträre Ursachen zustande kommen, sind sie in der Praxis, besonders wenn man die Ursachen nicht kennt, schwer zu unterscheiden; mit Rücksicht darauf nennt Jäkel beide zusammen mit demselben Namen: „Epistase“. — Progenese liegt vor, wenn ein Säugling bereits funktionierende Geschlechtsteile besitzt („Pubertas praecox“); wenn beim schmarotzenden Wurm Gyrodactylus bis 4 Generationen (ähnlich auch beim Leberegel, S. 239, Abb. 70) ineinander geschachtelt liegen, weil schon die Embryonen selbst wieder Embryonen enthalten, und wenn die Gallmücken schon als Larven Eier legen („Pädogenesis“); sowie bei der zweimaligen Geschlechtsreife der Rippenquallen, die darin besteht, daß die Larven kurz nach Verlassen der Eihülle geschlechtsreif werden und befruchtete Eier legen, gleichzeitig aber heranwachsen, — allmählich unterbleibt dann die Erzeugung von Samen und Ei, die Larve verwandelt sich, und das Tier wird nachher nochmals geschlechtsreif („Dissogonie“).

Das eigenartige Interesse der epistatischen Erscheinungen erschöpft sich nicht in ihrer keimesgeschichtlichen Bedeutung; sondern sicherlich ist ihnen in der Stammesentwicklung eine große Rolle zugefallen. Zuerst ereignen sie sich nur an wenigen Individuen einer Art, wenn diese von entwicklungshemmenden Einflüssen getroffen werden; so an der Molchlarvenbevölkerung eines Tümpels, der kalt, tief und dunkel ist und dessen Wasser dabei die nötige Atemluft und genügende Nahrung enthält. In mehreren Fällen (mexikanischer Axolotl, Geburtshelferkröte, Augentrost) ist aber nachgewiesen worden, daß jene individuelle und akzidentelle Epistase erblich und dann durch Verbreitung des Entwicklungsstillstandes auf sämtliche Nachkommen zur generellen und habituellen Epistase wird. Dementsprechend finden wir unter jetzt lebenden, ja unter ausgestorbenen Tieren und Pflanzen viele Arten und Gruppen, die kaum anders als durch Erblichwerden von Hemmungszuständen erklärt werden können. Das Beibehalten der Wimperkränze beim Wurm Ophryotrocha puerilis, der Vorniere beim Seebullen, Flughahn und Sandälchen, — die zweizeilige statt spiralige Beblätterung bei manchen Eukalypten ist hierher zu rechnen; ferner sind die „Appendikularien“ geschlechtsreife Larvenformen der Seescheiden, die Kiemenlurche solche der Lungenmolche. Das Lebermoos Metzgeriopsis pusilla ist ein weitergewachsener Vorkeim, der hier den eigentlichen

Vegetationskörper darstellt, statt wie sonst nur ein vorübergehendes Stadium. — Bei alledem ist zu beachten, daß die Rückstandsformen nicht etwa Rückschlägen („Atavismen") gleichzusetzen sind, die eine getreue Wiederholung des Ahnenzustandes in sich schließen: sondern Epistase muß stets etwas Neues oder wenigstens neue Kombination alter Merkmale herbeiführen; erstens weil nicht alle Merkmale gleichmäßig und gleichzeitig stehenbleiben, vielmehr einige retardiert werden, andere sich weiterentwickeln; zweitens weil die Jugendformen schon an und für sich so viele spät erworbene („caenogenetische") Anpassungsmerkmale aufweisen, daß sie genau in dieser Form eben nur als Durchgangsstadium zu einer anders aussehenden Folgeform, nicht aber selbst als geschlechtsreife, abgeschlossene Formen existierten.

Die erbliche Festlegung der Rückstandsformen kann auch in der Weise erfolgen, daß bloß die Möglichkeit, nach Belieben infantile Organe beizubehalten oder weiterzubilden, fast in jedem Exemplar einer Art veranlagt wird; das berühmteste zoologische Beispiel für annähernde Verwirklichung dieser weitgehenden Möglichkeit ist der mexikanische Axolotl (Amblystoma mexicanum), von dem in der Natur zwei grundverschiedene fortpflanzungsfähige Formen auftreten: eine Wasser- oder Larven- und eine Land- oder eigentliche Molchform. Noch plastischer sind die „amphibischen Pflanzen", von denen beim Wasserknöterich (Polygonum amphibium) und Wasserhahnenfuß (Ranunculus aquatilis) tatsächlich jedes Exemplar nach Belieben submers oder terrestrisch leben kann und je nachdem seine verschiedenen Blattformen entwickelt.

Die Möglichkeit oder Neigung zu Epistasen kann ferner auf ein bestimmtes Geschlecht, in der überwältigenden Mehrzahl der Fälle aufs weibliche, beschränkt sein; die Männchen sind fast überall veränderlicher und fortschrittlicher, — man darf sich darüber nicht täuschen, wenn vielfach Weibchen, wie bei Lurchen und Kerfen, größer werden; das ist einmal bedingt durch die Notwendigkeit, umfangreiche Eierstöcke unterzubringen, — und dann hat, wie wir bereits zur Genüge wissen, stärkeres Wachstum mit der Differenzierungshöhe nichts zu schaffen. Dies in Rechnung gezogen, kann man sagen, daß bei größeren Geschlechtsunterschieden das Weibchen fast überall eine in der Entwicklung stehengebliebene Jugendform darstellt; man versteht es am besten, wenn man etwa an die Haarverteilung des reifen menschlichen Weibes erinnert, die durchaus auf der Stufe des fünfzehnjährigen Jünglings verharrt, bis dann im Klimakterium aus Gründen, die wir erst im folgenden Abschnitt würdigen werden, manchmal ein Umschwung in männliche Richtung (Bart alter Frauen u. dgl.) nachgeholt wird. Ausnahmen von der Regel, die das Weibchen als epistatische Form des Männchens ansehen lassen, ergeben sich erst, wenn die Lebensbedingungen derartige sind, daß auch beim Männchen oder vielleicht sogar nur beim

Männchen Epistase eintreten muß. Nun gehören zu denjenigen Einflüssen, die durch ihre günstigen, das Größenwachstum befördernden Ernährungsbedingungen Epistase hervorrufen, namentlich noch Symbiose (Genossenschaft auf Grund gegenseitiger Vorteile) und Parasitismus (Genossenschaft auf Grund einseitiger Vorteile). Und hier findet sich der krasseste Fall, wo das Männchen infolge des Schmarotzerlebens bei seinem eigenen Weibchen vollkommen stationäre Larvenform geblieben ist: der Sternwurm Bonellia viridis, von dem neuestens Baltzer sogar experimentell nachweisen konnte, daß die Larven noch nicht geschlechtlich bestimmt sind, sondern sich zu Männchen entwickeln, wenn sie Gelegenheit haben, sich am Rüssel eines Weibchens festzusetzen; sonst aber werden sie zu Weibchen.

An Geschlechtsunterschieden läßt sich zeigen, wie leicht Entwicklungs s t i l l s t ä n d e (Epistasen) mit Entwicklungs r ü c k s c h r i t t e n (Atavismen, Rudimenten) verwechselt werden können. Manche Insekten, so Leuchtkäfer („Johanneswürmchen"), Frostspanner, Küchenschabe usw., haben Weibchen mit kümmerlichen oder ganz verkümmerten Flügeln und sehen deshalb einigermaßen larvenähnlich aus. Unter die Epistasefälle könnte man sie aber nur einreihen, wenn diese Flügel auf unentwickelter Stufe stehengeblieben wären, während sie sich in Wahrheit rückentwickelt haben; hingegen sind die Ersatzkönige und -königinnen der Termiten als Nymphen mit Flügelstummeln, deren Geschlechtsorgane vor der Zeit gereift sind, sowie die flügellosen Fang- und Gespenstschreckenarten wohl echte Epistasen.

Wie verhält sich nun zu den Epistasen das biogenetische Grundgesetz? Seine Gültigkeit an und für sich wird durch sie nicht erschüttert, weil es bei richtiger Würdigung des Verhältnisses zwischen reiner Ahnenform (Palingenese) und späterer Zutat (Caenogenese) nicht darauf ankommen kann, ob Zwischen- oder Endstadien durch caenogenetische Anpassungsvorgänge unterdrückt wurden. Aber die V e r w e n d b a r k e i t des Gesetzes zur Entwirrung der Stammesverwandtschaften hat gelitten. Nehmen wir die Entwicklung der vorhin erwähnten Akazien: sie beginnt mit Fiederblättern, die allmählich durch Blattstielverbreiterungen (Phyllodien) ersetzt werden; hier gestattet die biogenetische Regel den Schluß, daß sie von Formen abstammen, bei denen die Entwicklung mit den Fiederblättchen bereits fertig war. Es gibt aber auch phyllodine Akazien, die es nicht mehr zur Bildung von Phyllodien bringen, sondern auf der Stufe mit Fliederblättern stehen bleiben: sie stammen von phyllodienbildenden Akazien ab, aber die biogenetische Regel verrät es uns nicht, weil in ihrer Keimesgeschichte das phyllodientragende Durchgangsstadium fehlt, trotzdem es in der Stammesgeschichte als Endglied vorhanden war. Genau so ist es bei den Amphibien: es gibt sicherlich Lungenmolche, die von Kiemenmolchen abstammen und das kiementragende Stadium als Durchgangsstation aufweisen; aber auch Kiemenmolche, die von Lungenmolchen abstammen und denen ein lungenatmendes Durchgangsstadium abgeht.

6. Innersekretorische Formbildung

Die beiden Arten der Epistase, hochgradige Beschleunigung der Keimreife (Progenese) und hochgradige Verzögerung der Körperreife (Neotenie) sind Verschiebungen in der Normalfolge der Organentwicklung mit Beziehung auf das Geschlechtsorgan. Es können aber, wahrscheinlich auch ohne Anteil oder Anstoß der Keimdrüse, noch andere Organgruppen die Reihe ihrer Entwicklung vertauschen. Hierher würde das wiederholt berichtete Auftreten von Flügeln und fertigen Extremitäten an Maden und Larven, sowie das Erhaltenbleiben von Raupenfüßen an Puppen zu rechnen sein. Es entspringt daraus die Frage: Welche Einflüsse sind denn eigentlich für das „richtige" Zusammentreffen der Stadien in den einzelnen Organen und Geweben maßgebend, von denen wir ja aus entwicklungsmechanischen Versuchen wissen, daß sie sich größtenteils durch „Selbstdifferenzierung" entwickeln?

Suchen wir diese Frage noch einmal in betreff der Epistase zu beantworten, weil hier Fortschritte in ihrer Lösung für den Gegenstand des jetzt in Rede stehenden Abschnittes besonders lehrreich sind. Was bei einem Überblick unserer Erfahrung zuerst auffällt, sind äußere Einflüsse, wie die der Ernährung, Temperatur und Feuchtigkeit; diesbezüglich läßt sich folgende Regel ableiten: diejenigen Faktoren, die dem Wachstum (rein als Größenzunahme genommen) günstig sind, ziehen ein Beibehalten der Jugendform nach sich; Faktoren dagegen, die jenes vegetative Wachstum hemmen, lösen zugleich eine Frühreife der geschlechtlichen Fähigkeit aus. Die gewöhnliche Kombination günstiger und ungünstiger Faktoren ergibt dann die „normalen" Entwicklungstermine, wenn wir solche überhaupt abstrahieren können.

Nun schien es, wie bei den meisten formbildenden Einflüssen, so auch bei denen, die Epistase hervorrufen, als ob sie sich letzten Endes alle auf Ernährung zurückführen ließen: jede Änderung der Lebensweise, die infolge Beunruhigung eine Nahrungspause eintreten ließ, so auch das Austrocknen der Gewässer mit Zugrundegehen der Nahrungsorganismen als Begleiterscheinung, beschleunigt die Metamorphose; jede andere, die für regelmäßige Assimilation (Luftgehalt reichlichen Wassers) oder geringe Dissimilation (Kälte und Dunkelheit) Sorge trägt, verzögert die Metamorphose. Neueste Untersuchungen von Gudernatsch, Babák, Adler und Romeis lassen jetzt ersehen, daß auch hier noch nicht das letzte Glied in der Ursachenkette gefunden war, sondern je nachdem die Ernährung, vielleicht auch unmittelbar manch anderer Faktor, das Wachstum der Drüsen mit innerer Sekretion („endokrine Drüsen", vgl. S. 103, 104) befördert oder nicht, wirken diese Drüsen befördernd oder hemmend auf die Gesamtentwicklung. Durch Verfütterung von Schilddrüsensubstanz wird die Verwandlung außerordentlich beschleunigt, durch solche des Briesels (Thymus) verzögert oder verhindert; Entfernung der Thymus läßt die Geschlechtsorgane ungewöhnlich groß werden und regt die Schilddrüse zu vermehrter Tätigkeit an; Entfernung des Hirn-

anhangs (Hypophyse) erzeugt Riesenlarven, die sich nicht verwandeln, letzteres jedenfalls mittelbar durch gleichzeitige Verkümmerung der Schilddrüse; Entfernung der Zirbeldrüse (Epiphyse) zwingt die Larven, schneller zu wachsen und zeitig in die Verwandlung einzutreten, die aber unvollendet bleibt.

Diese wenigen Worte machen bereits darauf aufmerksam, daß die einzelnen Drüsen teilweise zusammenarbeiten und durch ihre inneren Sekrete gleichsinnige formbildende Resultate erzielen (Synergisten), teilweise aber einander in Schranken halten, ja zu zerstören suchen (Antagonisten). Es existiert also ein vieldrüsiges System, von dem kein Teil erkranken oder das Übergewicht erlangen darf, ohne das Gleichgewicht der übrigen und damit den Gesamtkörper in Mitleidenschaft zu ziehen. Die hauptsächlichen Mitglieder dieses „polyglandulären Systems" sind Schilddrüse (Thyreoidea) und Beischilddrüsen oder Epithelkörperchen (Parathyreoideae); Brieseldrüse (Thymus), Nebennieren (Glandulae adrenales), Hirnanhang (Hypophysis oder Gl. pituitaria), Zirbeldrüse (Epiphysis oder Gl. pinealis), sowie eine Reihe drüsiger Organe, die außer ihrer inneren auch äußere Sekretion besitzen: Geschlechtsdrüsen (Gonaden), Langerhanssche Inseln in der Bauchspeicheldrüse, Leber, Nieren, Magen- und Darmdrüsen. Die Methoden, um in die Wirkungsweise des Drüsenapparates Einblick zu gewinnen, sind uns samt und sonders bereits bekannt: Ausschaltung der von ihnen erzeugten Sekrete („Hormone") durch teilweises, einseitig oder beidseitig totales Wegoperieren, allenfalls Abbinden der Gefäße; und in ihrer Wiedereinschaltung, meist an fremdem Ort, durch Transplantation, Implantation, Injektion, Verfütterung oder Einlauf in den Mastdarm. Der Einblick in ihre Wirkungsweise ist durch den komplizierten Synergismus und Antagonismus sehr erschwert; selten kann ohne weiteres gesagt werden, ob eine Folgeerscheinung auf die operierte Drüse selbst zurückzuführen sei, oder auf die vermehrte Funktion einer antagonistischen, oder die verminderte einer synergistischen Drüse. Förderung und Hemmung liegen sogar mitunter in verschiedenen Anteilen derselben Drüse beieinander: so produziert die Nebennierenrinde das Cholin, welches den Blutdruck herabsetzt, das Nebennierenmark Adrenalin, welches ihn erhöht.

Die Lehre von der inneren Sekretion ist heute eine eigene Wissenschaft geworden, die ungeheure Literaturen hervorbringt; sie enthält aber noch viele Widersprüche, die von der eben bezeichneten Schwierigkeit herrühren, sowie daher, daß anscheinend häufig das Zuviel eines Hormons ebenso wirkt wie das Zuwenig: so kommt es bei Fehlen oder Unterentwicklung der Schilddrüse zur Abmagerung infolge Herabsetzung des Stoffwechsels, bei Verzehren von Schilddrüsensubstanz oder Überentwicklung („Kropf") ebenfalls zum Magerwerden, diesmal infolge gesteigerter Oxydationen und besonders gesteigerter Fettverbrennung; auch recht häufig in beiden Fällen zu Wachstumshemmungen (Abb. 39), besonders des Gehirnes („Kretinismus"), und teigiger Schwel-

lung des Unterhautbindegewebes („Myxödem"). Dies Berühren der Extreme ist nichts weiter als der chemische Spezialfall einer allgemeineren Erscheinung, die wir im Kapitel „Abstammung" auch von Temperatur- und anderen Faktoren kennen lernen werden. Dazu kommen endlich noch Schwierigkeiten, die sich aus verschiedener Tätigkeit der Drüsen in verschiedenen Altersstufen herleiten; sowie daher, daß Antagonismus zweier Drüsen zuweilen mit Funktionsersatz verwechselt wird. So beobachtet man, daß nach Entfernung der Schilddrüsen die Beischilddrüsen bedeutend größer werden: man deutete dies in der Weise, daß die Beischilddrüsen normalerweise vom Hormon der eigentlichen Schilddrüsen in Schach gehalten werden, mithin als feindlichen Gegensatz; in Wirklichkeit handelt es sich um helfendes Ergänzen, indem die ähnlich wie die Schilddrüsen funktionierenden Beischilddrüsen möglichst viel von dem ersetzen, was dem Organismus durch Ausfall der ersteren entgeht. Ähnlich ist das Verhältnis zwischen Schilddrüse und Briesel: jene gelangt erst zur Höhe ihrer sekretorischen Tätigkeit, wenn diese zur Zeit der Geschlechtsreife völlig verschwindet; aber nicht von der mächtig gewordenen Schilddrüse wird die Thymus vernichtet, sondern von der herangereiften Geschlechtsdrüse, die zugleich das von Schild- und Thymusdrüse gemeinsam beförderte Körperwachstum sistiert.

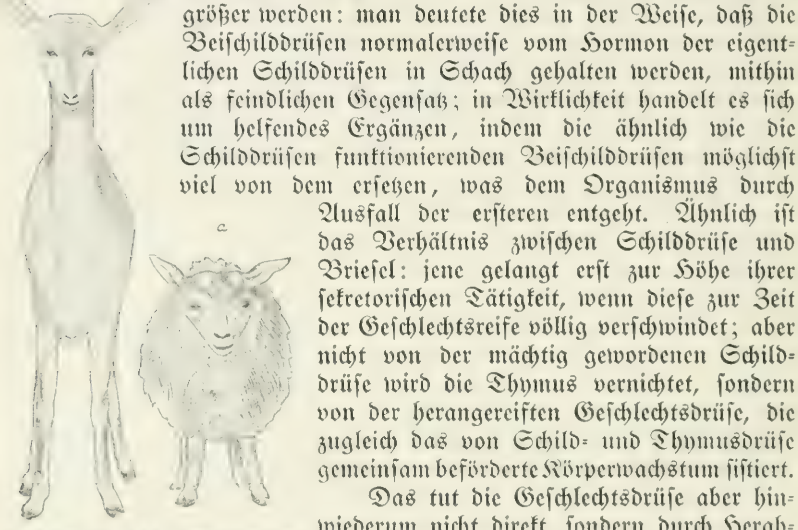


Abb. 39. Ziegen gleichen Alters (vier Monate) und Wurfes (Geschwister): dem Tiere a wurde am 21. Lebenstage die Schilddrüse ganz entfernt, b normales Kontrolltier.
(Nach v. Eiselsberg aus Przibram, Experimentalzoologie V.)

Das tut die Geschlechtsdrüse aber hinwiederum nicht direkt, sondern durch Herabsetzung der Hypophysentätigkeit, deren Hormon — neben dem im Verein mit der Epiphyse ausgeübten Fettansatz — die Verknöcherung hemmt: solange aber das Skelett noch teilweise knorpelig bleibt, besonders im Bereiche der Fugen zwischen Schaft und Knorren der Gliedmaßenknochen —, ebensolange kann die Längenzunahme der Knochen noch fortschreiten, die ja aber für die Gesamtlänge des Körpers in erster Linie maßgebend ist. Der zuletzt geschilderte Gegensatz zwischen Geschlechtsdrüse und Hirnanhang bzw. Zirbeldrüse bringt es zuwege, wenn Kastraten (Personen mit entfernten Geschlechtsorganen) einerseits übermäßig groß werden, andererseits, wenigstens an bestimmten Stellen, übermäßige Fettansammlung aufweisen. Direkt verantwortlich sind die Geschlechtsdrüsen vielleicht nur für das Wachstum derjenigen Körperteile, die Hilfswerkzeuge der Zeugung oder Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen darstellen; hierüber soll einiges noch im Abschnitt „Sexualität" des folgenden Kapitels Platz finden (S. 208, Abb. 54).

Die Geschlechtsdrüsen gehören in die mehrfach erwähnte merkwürdige Gruppe der *aus innen- und außensekretorischem Anteil zusammengesetzten Drüsen*; die Besprechung ihrer äußeren Sekrete, der Eier im Ovarium, der Samenfäden im Testikel, bleibt gleichfalls dem Kapitel „Vermehrung" vorbehalten. Solche Doppeldrüsen sind ferner unter anderen noch sämtliche Verdauungsdrüsen: die äußere Sekretion der Leber, Bauchspeicheldrüse und der Darmdrüsen wurde schon im Kapitel „Stoffwechsel" besprochen; doch sei jetzt noch einiges über deren Hormonbereitung nachgetragen. Die Leber reguliert den Zuckergehalt des Blutes, indem sie den Überschuß daran in ein anderes Kohlehydrat, das unlösliche und als Reservesubstanz dienende Glykogen, umwandelt; bei Mangel an Zucker wird dieser umgekehrt wieder aus einem Teil des Glykogens neu gebildet und in solcher Gestalt zu den Geweben transportiert. Die Langerhansschen Inseln der Bauchspeicheldrüse (Pankreas) sind Mitarbeiter der genannten Leberfunktion: sie liefern das Antidiabetin, ohne welches die Zuckerbildung in der Leber nicht stattfinden kann, so daß dann der Organismus an Zucker verarmen müßte. *Die innere Sekretion geht gewöhnlich der äußeren parallel*; Erhöhung der ersteren vermehrt auch die letztere: sobald der Speisebrei durch den Pförtner des Magens in den Zwölffingerdarm übertritt, also wenn dessen Drüsen auf dem Höhepunkte ihrer eiweißspaltenden Fermentbildung stehen, entsenden sie gleichzeitig ein Hormon zum Pankreas, der daraufhin durch den Wirsungschen Gang Bauchspeichel in den Zwölffingerdarm fließen läßt, wo er sich mit dem Speisebrei mischt. Auch in der Geschlechtsdrüse besteht die Einrichtung, daß vermehrte Sekretion nach außen (erhöhte Geschlechtstätigkeit) vermehrte Sekretion nach innen (erhöhte Ausbildung der Geschlechtsattribute) mit sich bringt.

Es beruhen also viele Vorgänge, die man sich bis vor kurzem unter rein *nervöser* Herrschaft dachte, auf *chemischen* Einflüssen der inneren Sekrete, die zwar von den Nervenzentren aus reguliert werden, aber auch ihrerseits nervöse Prozesse bestimmen: so treten nach Entfernung wie bei krankhafter Vergrößerung der Schilddrüse im sympathischen Nervensystem Störungen (Basedowsche Krankheit) auf; so bewirkt ein Plus an Marksubstanz der Nebenniere oder Adrenalineinführung bei gesunden Individuen Pupillenerweiterung, Sträuben der Haare und Hemmung der wurmförmigen („peristaltischen") Bewegungen des Darmes.

Künftige Erforschung der Hormonwirkungen wird auch das Pflanzenreich mehr als bisher in den Kreis ihrer Betrachtungen ziehen müssen; es unterliegt keinem Zweifel, daß dort, trotzdem es an spezialisierten „endokrinen Drüsen" gebricht, innere Sekrete für geregelte Formbildung fast ebenso in Betracht kommen wie im Tierreich. Unverkennbare Zeichen fürs Walten innerer Sekretion sind es hier, wenn bei alleiniger Verdunkelung der Samenlappen (Kotyledonen) das darunter befindliche Stengelstück („Hypokotyl") vergeilt, d. h. sich unproportioniert in die

Länge streckt; umgekehrt bei ausschließlicher Verdunkelung des Hypokotyls die Kotyledonen durch Kleinerwerden das Merkmal vergeilter Blätter annehmen. Und wenn von zwei gegenständigen Blättern (z. B. der Roßkastanie) zuweilen nur das eine, da stärker belichtete Blatt gedeiht, groß und breit wird, während das andere schrumpft und welkt, so ist dies schwerlich auf bloßen Wassertransport zurückzuführen, sondern chemisch wirksamer Safttransport dürfte daran beteiligt sein.

Die Gesamtwirkung der so fein aufeinander abgestimmten inneren Sekrete ist keine geringere, als Wahrung der für bestes Funktionieren des Gesamtkörpers und seiner Teile richtigen Körperproportionen. Ihr Optimum verrät sich im „Ebenmaß" der Glieder: der Arzt beginnt heute an Fehlern dieser „Wohlgestalt" schon äußerlich zu erkennen, wo und wann das Gleichgewicht innerer Drüsen eine Störung erlitt: bei kurzbeinigen Personen mit niedrigen Hüften vermutet er meist mit Recht, daß sie geschlechtlich frühreif waren, weshalb der Hirnanhang vorzeitig dem Verknöcherungsprozeß der Knorpelfugen freien Lauf lassen mußte; bei gewissen fettleibigen Kindern schließt er wenigstens von ungefähr auf Überwuchern des Hirnanhangs oder der Zirbeldrüse (hypophysäre, epiphysäre Fettsucht), und wenn sich das Übel zur Pubertätszeit nicht bessert, auf Unterentwicklung der Keimdrüsen („Eunuchoidismus") und so fort. Nirgends jedoch vermag innere Sekretion die Entwicklung eines Organes selbständig zu veranlassen oder ganz zu verhindern: sie bestimmt nur seinen Entwicklungsgrad; ihre normale Tätigkeit besteht in Herbeiführung seiner zweckmäßigsten Größe, in der das Organ dem Organismus die besten Dienste zu leisten vermag. Die Schöpfung eines neuen Individuums vollzieht sich unter Größenentwicklung (Wachstum) und Formentwicklung (Differenzierung): die innere Sekretion beteiligt sich nur an der ersteren; die andere erfolgt unabhängig von Hormonen, ist „Selbstdifferenzierung" der Gewebe und Organe aus den Keimbezirken der Fortpflanzungszelle. Die Aufgabe der inneren Sekrete besteht nur darin, mit Hilfe der ihnen aus dem Keim qualitativ fertig überlieferten Erbanlagen auch quantitativ das Richtige herauszuarbeiten.

Literatur über Entwicklung:

Balfour, F. M., „A Treatise on Comparative Embryology". London, Macmillan, 1885.

Biedl, A., „Innere Sekretion". 2. Aufl., 2 Teile. Berlin und Wien, Urban & Schwarzenberg, 1913.

Claus-Grobben, „Lehrbuch der Zoologie". 7. Aufl. Marburg, N. G. Elwert, 1905.

Detmer, W., „Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses der Samen". Jena, G. Fischer, 1880.

Diels, L., „Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich". Berlin, Gebr. Borntraeger, 1906.

Glück, H., „Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse". Jena, G. Fischer, ab 1905.

Goebel, K., „Organographie der Pflanzen". Jena, G. Fischer, 1898 bis 1902.
Goebel, K., „Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen". Leipzig und Berlin, B. G. Teubner, 1908.
Haeckel, Ernst, „Generelle Morphologie der Organismen". Berlin, G. Reimer, 1866. — Das Wichtigste daraus in: „Prinzipien der generellen Morphologie". Berlin, G. Reimer, 1906.
Hertwig, O., „Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere". Jena, G. Fischer, ab 1906.
Jenkinson, J. W., „Experimental Embryology". Oxford, Clarendon Preß, 1909.
Korschelt und Heider, „Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere". Jena, G. Fischer, ab 1902.
Labbé, A., „La Cytologie expérimentale". Paris, Masson & Cie., ohne Jahreszahl.
Maas, Otto, „Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte". Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1903.
Oltmanns, Fr., „Morphologie und Biologie der Algen". 2 Bände. Jena, G. Fischer, 1904, 1905.
Roule, L., „L'Embryologie Comparée". Paris, C. Reinwald & Cie., 1894.
Roux, W., „Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik". Leipzig, W. Engelmann, 1895.
Roux, W., „Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen". Leipzig, W. Engelmann, 1912.
Schultz, E., „Prinzipien der rationalen vergleichenden Embryologie". Leipzig, W. Engelmann, 1910.
Strasburger, E., und O. Hertwig, „Zellen- und Gewebelehre. Morphologie und Entwicklungsgeschichte". Kultur der Gegenwart, III. Teil, 4. Abteilung, 2. Band. Leipzig, B. G. Teubner, 1913.
Vöchting, H., „Organbildung im Pflanzenreich". Bonn, Cohen, 1878, 1884.
Wettstein, R. v., „Handbuch der systematischen Botanik". Leipzig und Wien, F. Deuticke, 1911.
(Vergl. auch die Literatur zum vorausgehenden Kapitel über „Wachstum", sowie die Schriften von Godlewski, Halban, Kammerer, Klengel im VIII., von Delâge und Semon im IX., von Haacke und Abel usw. im X. Kapitel.)

VIII. Zeugung und Vermehrung (Reproduktion)

1. Zellteilung (Division)

Zellteilung ist die Fortpflanzung der Zellen und daher die einzige Vermehrungsart der Einzeller; auf Zellteilung beruht deshalb aber letzten Endes auch das Wachstum und jede Fortpflanzung der Vielzeller. Wir mußten daher schon in den bisherigen Kapiteln so häufig auf dieses Phänomen Bedacht nehmen; in großen Zügen ist es uns bereits vertraut geworden. Im simpelsten Falle ist die Zellteilung eine Zwei- und Gleichteilung (Abb. 40), wobei die Zelle nach gürtelförmiger Einschnürung der Quere nach in zwei Hälften zerfällt, deren jede alsbald wieder die Form des Ganzen annimmt und bald auch die Größe des Ganzen zurückgewinnt. Doch kommt außer der Querteilung (Infusorien, Flagellaten) auch Längsteilung oder „Spaltung" vor (Kieselalgen, manche Bakterien). Und nicht immer sind die sich trennenden Teile gleichgroß; ist der eine Teil erheblich kleiner, so spricht man von „Zellknospung". Endlich erfolgen Teilung und Knospung nicht regelmäßig in zwei Stücke, sondern bisweilen zerschnüren sich Zellen auf einmal in mehrere oder viele Stücke („Zerfallsteilung", Sporulation — Abb. 41).

In allen Fällen gehen Kern und Zentralkörperchen der Teilung des Zelleibes voran. Nur bei manchen Urwesen, alternden und kranken Zellen, sowie manchen Gewebezellen bei Pflanzen ist die Kernteilung — gleichsam, als käme es hier auf Genauigkeit nicht so sehr an — ein summarischer Prozeß, der analog demjenigen, den wir am Zelleib stets beobachten, in Einschnürung und Zerfall besteht (Abb. 40). Der Kern bleibt währenddessen in scharfen Umrissen ununterbrochen sichtbar und verändert nur seine Gestalt, die zunächst biskuitförmig, dann bei stärkerer Streckung des die Einschnürung bezeichnenden Verbindungsstranges und stärkerer Verschiebung der keuligen Enden in entgegengesetzte Zellpole hantelförmig aussieht, bis endlich der Verbindungsstrang zerreißt und die Kerne sich zu ihrer vorherigen Form runden. Mittlerweile ist auch die Durchschnürung des Zelleibes vollzogen worden. Kerne, die im Ruhezustand nicht die rundliche oder Bohnenform besitzen, nehmen im Teilungszustand doch die Biskoten- bis Hantelform an (z. B. der hufeisenförmige Kern des Glockentierchens), woraus man schließen darf, die Rundform des Kernes, aus der die Biskuitform unmittelbar hervorwächst, sei seine ursprünglichste.

Schon bei vielen Urweſen und wohl bei ſämtlichen normal verlaufenden Zellteilungen der höheren Tiere, den meiſten normal verlaufenden Zellteilungen der höheren Pflanzen treffen wir nicht die ſoeben beſchriebene, direkte oder amitotiſche Kernteilung, ſondern die genauer und komplizierter arbeitende indirekte oder mitotiſche Kernteilung („Kernwanderung“ oder Karyokineſe — Abb. 42, doch hier der ſchematiſchen Einfachheit zuliebe nicht alle nachfolgend beſchriebenen Details dargeſtellt). Wenn hier die Geſamtzelle in den Teilungszuſtand übergeht, beginnt das Zentralkörperchen (Zentroſoma), das in der ruhenden Zelle auch durch künſtliche Färbemittel und ſtärkſte Vergrößerung ſchwer ſichtbar gemacht werden kann, deutlich ins Auge zu fallen; denn jetzt iſt es rings von Strahlen umgeben, die dadurch zuſtande kommen, daß das Plasma ſich in ſeiner Umgebung radienförmig geordnet hat. Dies winzige Zentralkörperchen iſt es, das ſich zu allererſt — noch vor dem Zellkern — teilt; ſeine Teilhälften, ebenfalls von radiären Plasmafäden umſtrahlt, wandern zu entgegengeſetzten Zellpolen. In Pflanzenzellen iſt

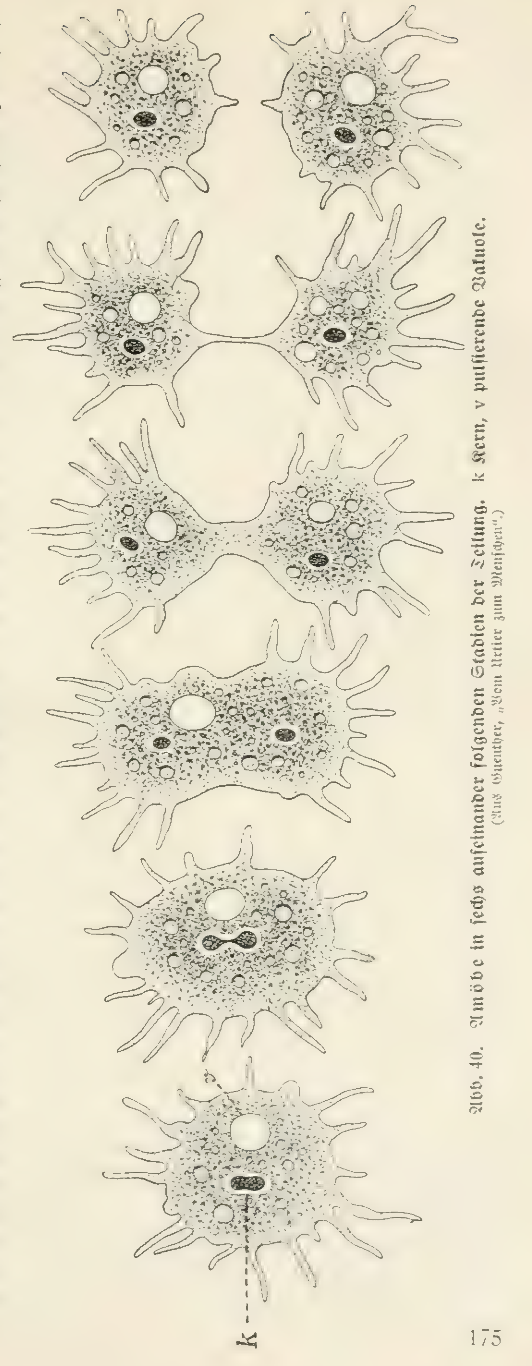


Abb. 40. Amöbe in ſechs aufeinander folgenden Stadien der Teilung. k Kern, v pulſierende Vakuole.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menſchen“.)

zwar bis jetzt nur an wenigen Gattungen (z. B. Gingko) ein Zentralkörperchen nachgewiesen worden, grundsätzlich aber besteht eine übereinstimmende Anordnung von Plasmastrahlen, also mindestens eine dem „Zentrosoma" entsprechende, physiologisch und energetisch mit ihm gleichbedeutende „Zentrosphäre". Der Kern war mittlerweile nur auffällig angeschwollen, wobei seine Umrisse verschwammen („Teilungswachstum des Kernes"); ja, schließlich werden die Kerngrenzen unsichtbar, — die Kernmembran hat sich im Plasma aufgelöst. Etwas anderes allerdings ist vom Kern übriggeblieben: schon während der Auflösung konnte man wahrnehmen, daß stark färbbare Substanzen, die vorher wohl gleichmäßiger verteilt waren, sich an bestimmten Stellen zunehmend verdichteten, bis endlich ein knäuelförmig verwickelter Faden vor Augen lag (Knäuelstadium, „Spirem"); und nun zerfällt der Faden in eine Gruppe schleifen-, haken-, stäbchen-, kugel- oder eiförmiger Kör-

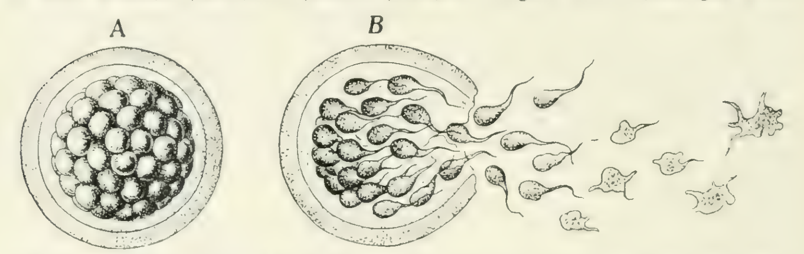


Abb. 41. Zerfallsteilung einer Amöbe (Protomyxa aurantiaca) innerhalb einer vorher von ihr abgeschiedenen Kapsel (Zyste) A; in B ist die Zyste geplatzt, die Tochterzellen strecken eine Geißel aus, mit der sie fortrudern; später (die am weitesten nach rechts gelangten) verwandeln sie sich in Amöben mit unregelmäßiger Pseudopodienbildung.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

perchen, — die Kernschleifen, Kernstäbchen oder Chromosomen. Della Valle hat es jüngst sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Chromosomen nichts andres sind als fließendweiche Kristalle; während die nicht färbbaren (achromatischen) Kernstoffe aus dem Zelleib Flüssigkeit aufnehmen und sich vorübergehend darin lösen, wird den färbbaren (chromatischen) Substanzen Flüssigkeit entzogen; sie kristallisieren aus der Lösung und werden zu scharf umschriebenen Einzelkörperchen. Da sie wahrscheinlich auch untereinander noch qualitativ verschieden sind, fällt ihre Form so ungleich aus: den Gestalten der Schleifenstücke (Hufeisen oder Haarnadeln), Stäbchen, Kügelchen usw. begegnet man zuweilen sogar in derselben Zelle.

Die von den Zentralkörperchen ausgehenden, aus Filarsubstanz bestehenden Plasmastrahlen werden nach der Zellmitte zu so lang, daß sie einander berühren und miteinander eine spinnrockenähnliche Figur, die „Teilungsspindel", erzeugen; senkrecht zur Spindel ordnen sich nun die Chromosomen in einer Ebene (Achsen- oder Äquatorialplatte) regelmäßig an; gekrümmte Schleifenstücke wenden dabei ihre Umbiegungsstellen dem Zentrum, die offenen Enden der Peripherie zu

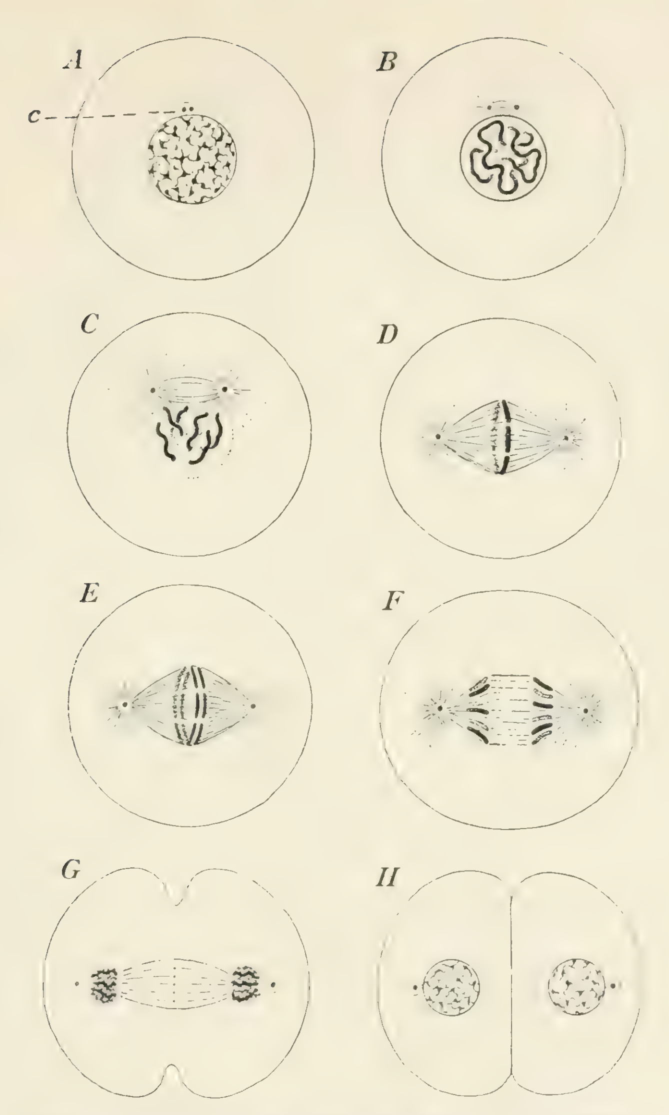


Abb. 42. Zellteilung mit indirekter Kernteilung (Mitose), schematisch: c Zentrosom, darunter der Kern. In A Zentrosom geteilt, B Knäuelstadium, C das Knäuel in Chromosomen zerfallen, D Äquatorialplatte, E jedes Chromosom längsgespalten, F die Spalthälften werden zu den Zentrosphären in die Pole gezogen, G beginnende Einschnürung des Zelleibs und Neuformung der Tochterkerne, H beides vollendet. Nähere Erklärung im Text, woselbst auch Einzelheiten angeführt sind, die im Schema nicht angebracht werden konnten.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

und zeigen auf diese Weise, in der Richtung der Spindelachse gesehen, insgesamt die Form eines Sternes („Asterstadium"). — Jetzt zerfällt jedes Chromosom der Länge nach in zwei Hälften; diese Spalthälften „wandern" oder werden vielmehr in die beiden Pole zu den Zentralkörperchen hingezogen; die Zugkraft scheint von den sich verkürzenden Spindelfäden geliefert zu werden, die sich an die Chromosomen heften und sie so umdrehen, daß nunmehr die Schleifenwinkel nach außen, die Winkelöffnungen nach innen gekehrt sind. Zugleich mit Spaltung der Chromosomen begann die Einschnürung des Zelleibes, die rasch zu Ende geführt wird; und in den definitiv getrennten Tochterzellen erfolgt die Neuordnung („Metakinese") der Tochterkerne, wobei dieselben Stadien wie bei der Karyokinese nochmals durchlaufen werden, nur in umgekehrter Reihenfolge. Die herüber- und hinübergezogenen Chromosomen bilden dementsprechend dort die sternförmige Tochterplatte („Doppelstern"- oder „Diasterstadium"), gehen in die Knäuelform über („Doppelknäuel"- oder „Dispiremstadium") und verklumpen schließlich wieder mit den achromatischen Kernstoffen zu einem neuen, scharfbegrenzten und membranversehenen Kern.

2. Zellverschmelzung (Kopulation)

Die Protisten eines Wassertropfens vermehren sich also durch fortgesetzte Zerteilung ihrer einzigen Leibeszelle: aus einem Urwesen sind in wenig Tagen Millionen geworden. Man glaubte deshalb, solch Einzeller sei im Gegensatz zum Vielzeller unsterblich; in der abertausendsten Zellgeneration sei immer noch dasselbe Plasma zugegen wie in der ersten, — Plasma, das nur durch Assimilation so zugenommen hat, daß es jetzt für Millionen- und Billionenbevölkerungen ausreicht. Die besonders von Weismann herrührende Ansicht von der Unsterblichkeit des Protoplasmas ist jetzt namentlich durch Woodruff, der Pantoffeltierchen bis zur 4102. Generation zog, wohl endgültig widerlegt. Zunächst mußte man erkennen, daß auch der einzellige Leib mit dem Leben des Individuums vergängliches „Personenplasma" und durch Generationen fortlebendes „Keimplasma" besitze, denn man sieht bei jeder Teilung bestimmte Partien zerfallen. Am Zelleib schwinden Wimpern als sichtbarster Ausdruck des Zugrundegehens äußerer Schichten, die nach vollzogener Teilung erneuert werden; bei doppelkernigen Infusorien zerkrümelt der Hauptkern und wird resorbiert, um aus dem Kleinkern (Ersatzkern) wieder aufgebaut zu werden. Das entspricht noch nicht dem Tod des vielzelligen Individuums, sondern nur dem Verbrauch und Ersatz bei seiner physiologischen Regeneration. Aber nach Tausenden von Teilungen werden in der Protistenpopulation Bewegung, Ernährung und Wachstum träger; daher wachsen die Zellen langsamer zur Teilungsgröße heran, und auch die Teilungen erfolgen also in zunehmend schwerfälligerem Tempo. Endlich hören sie ganz auf, und bald setzt ein Massensterben ein: die Urwesenbevölkerung ist

in einen „Depressionszustand" geraten. Etliche Zellindividuen überleben, werden wieder frischer und zeugen neuerdings tausende Zellgenerationen — wenngleich vielleicht etwas weniger als in voriger Teilungsperiode —, bis eine abermalige Depressionsperiode hereinbricht. So wiederholt sich das Spiel; aber die Erschöpfung, von der ein Großteil der Bevölkerung ergriffen war, macht sich, nur in mählicherer Zunahme, auch bei den Auserwählten geltend, die den Depressionszustand zunächst überdauerten; bei jeder folgenden Depressionsperiode sind es immer weniger und mattere Exemplare, die eine neue Teilungsperiode von jeweils abnehmender Dauer eröffnen, — und schließlich müßte die Population aussterben.

Denken wir uns die Zellmilliarden eines höheren Lebewesens in alle Winde zerstreut und jede Zelle einzeln lebend — in diesem Zerfall besteht ja der Hauptunterschied des Urwesens gegenüber dem Zusammenhalt des vielzelligen Wesens —, so ist der Lebenskreislauf hier wie dort derselbe. Ob die Zellen sich zerstreuen und zu selbständigen Individuen werden, ob sie aneinander haften bleiben und insgesamt ein Individuum bilden, — sie entgehen nicht dem Depressionszustand: im Vielzeller ist er durch Abschluß des Körperwachstums gekennzeichnet, denn dieser Abschluß beruht ja darauf, daß die Zellen sich ganz langsam oder gar nicht mehr teilen. Und jenes Massensterben der Einzeller entspricht dem Tod des vielzelligen Individuums: nichts würde von ihm übrigbleiben, wenn nicht auserwählte Zellen ihre Frische bewahrt hätten und nun aus sich das Ganze wiederherstellten; im zusammengesetzten Organismus nennt man sie Keimzellen (Gametozyten, Gameten).

Wenn nun, wie beim Schicksal des Urwesenbestandes geschildert, diese Zellen aus sich allein die Kraft zur neuen Teilungs- (vielzelligen Wachstums-) Periode aufbringen, so ist es dasselbe, als wenn aus dem Ei allein, ohne „Befruchtung", ein neues Wesen ersteht. Tatsächlich kommt solch jungfräuliche Entwicklung vor, — wir werden sie als „Parthenogenese" näher kennen lernen. Und nochmals, wie in der Protistenbevölkerung die Zahl der Teilungsperioden, die solch widerstandsfähigen Zellen verdankt werden, begrenzt ist, so auch bei den Vielzellerindividuen die Zahl der Generationen, die durch jungfräuliche Entwicklung nacheinander erzeugt werden können: aus dem unbefruchteten Ei ein Exemplar, das wieder solche Eier legt, — ewig geht es nicht fort.

Um den Personentod nicht zum Generationentod werden zu lassen, tritt etwas ein, was dem Prinzip der Vermehrung schnurstracks zu widersprechen scheint; nicht eine Zelle, sondern zwei zusammen, die samt ihren Kernen verschmelzen („kopulieren"), eröffnen die neue Teilungs- und Wachstumsepoche. Verminderung der Zellen, die entsteht, wenn je zwei und zwei der auserwählten „Gameten" sich zur „Zygote" vereinigen, wird von der dadurch ermöglichten Vertausendfachung überwogen.

Woher rührt die Kraft, die zwei Zellen in ihrer Vereinigung bekommen, da sie sie einzeln nicht besaßen? Die exquisite Stoffbereicherung, die der auf anderem Wege nicht mehr gut ernährungsfähigen Zelle geboten wird, kann es in rein quantitativer Beziehung nicht geleistet haben; bedenken wir vielmehr, daß es verschiedene, stofflich festgelegte Qualitäten sind, die von den Zellen in ihre Kopulation mitgebracht werden! Ist die eine irgendwo krankhaft veranlagt, so wird um so kräftigere Beschaffenheit gerade dieses Teiles bei der anderen die Kränklichkeit hinwegschaffen, und vice versa: gute Beschaffenheit eines Teiles hier vermag minderwertige Konstitution desselben Stoffes dort auszugleichen. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß die „starken" und die „schwachen" Stellen zweier zusammenkommender Kopulationszellen nicht gerade dieselben sein werden. Immerhin könnte dieser Fall eintreten, und zwar dann, wenn kopulierende Zellen von gleicher Ursprungszelle abstammen. Die Häufung ausgezeichneter Qualitäten würde dann das Umkommen der Zellbevölkerung trotz Kopulation nicht hindern, ja nur beschleunigen können, wenn eben auch schädliche Eigenschaften gleichsinnig angesammelt werden. Was vermöchte z. B. feinsinnigste Irritabilität und flinkste Beweglichkeit den Zellen zu helfen, wenn sie nicht auch zugleich vortrefflich zu assimilieren verstünden? So bietet also die Zellverschmelzung Garantie gegen das Aussterben nur, wenn keine pathologischen Anlagen gehäuft werden, sondern Untüchtigkeiten des einen durch Gediegenheiten des anderen Partners aufgehoben werden. Von kopulationsbedürftigen Abkömmlingen einer gemeinsamen Ursprungszelle kann das nicht gewährleistet werden; vielmehr müssen wir als Bedingung sicheren Überlebens die weitere Forderung erheben, daß Kopulanten von verschiedenen Urzellen und daher aus verschiedenen Urwesenbevölkerungen herstammen. Und abermals läßt sich die Erkenntnis schrankenlos auf den Lebenszyklus der Vielzeller übertragen: Verschmelzung zweier Keimzellen, die aus derselben Pflanzenblüte stammen („Selbstbestäubung"), liefert entweder sofort ein ungünstiges Resultat, oder es folgen einander mehrere Generationen, in deren „Rassereinheit" sich gute Eigenschaften unberührt und vielleicht sogar kumuliert erhalten; aber die Zeugungskraft nimmt ab, in Degeneration aller Art findet solche Zucht ihr Ende. Selbstbefruchtung ist nur wenigen Tieren (Lungenschnecken, künstlich bei Seescheiden) möglich; aber schon „Inzest" zwischen nahen, „Inzucht" zwischen weiteren Blutsverwandten bringt zu ähnliches Keimmaterial ineinander, so daß höchste Ausbildung von Vorzügen zuletzt den Nachteilen nicht mehr gebietet, weil sie es sind, die über weitere Lebensfähigkeit negativ entscheiden.

3. Kernvertauschung (Konjugation)

Bei manchen Aufgußtierchen (z. B. Paramaecium, Didinium) ist eine Einrichtung getroffen, die eine weitere Ersparung von Zellindividuen einschließt (Abb. 43). Nicht die ganzen Zellen beteiligen sich am Auf-



Abb. 43. Konjugation des Pantoffeltierchens (Paramaecium aurelia), schematisch. — ma Großkern („Matronukleus"), mi Kleinkern („Mitronukleus"): A zu Beginn des Aneinanderschmiegens, in der Mitte unten die Plasmabrücke, auf der die Wanderkerne in G ins jeweils andere Individuum hinübergleiten. B—H Auflösung des Großkernes, K seine Wiederherstellung aus Ersatzkernen, die aus je zwei getauschten Achteln der Kleinkerne hervorgegangen sind: C, D Halbierung, E Vervierfachung der Kleinkerne, F Zerfall von je drei Vierteln derselben und nochmalige Teilung des übriggebliebenen Viertels, H und I Verschmelzung der Tauschstücke mit dem stationären Kern zum neuen Konjugationskern.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

frischungswerk und verschmelzen (totale Kopulation), sondern nur deren hierfür entscheidendste Teile, — die Kerne, welche, wie wir im Kapitel „Vererbung" hören werden, wahrscheinlich den gesamten Anlagenschatz enthalten (partielle Kopulation, Konjugation). Zu dem Zwecke legen sich die Zellen aneinander, platten sich ab, und man könnte vermuten, dies sei Einleitung zur unauflöslichen Ehe; allein es teilen sich nach einer Reihe vorbereitender Veränderungen nur die Kleinkerne, je ein Stück (stationärer Kern) bleibt, wo es war, — das jeweils andere Stück (Wanderkern) gleitet über eine Plasmabrücke in die fremde Zelle hinüber und verschmilzt mit deren dort verbliebenem stationären Kern. Das Verschmelzungsprodukt der Kleinkernfragmente liefert einen neuen Großkern, während der alte Großkern zerfällt und verschwindet. Nach vollzogenem Austausch von Kernsubstanzen trennen sich die Konjuganten und vermögen von nun ab, gleich Kopulanten, eine neue Teilungsperiode durchzuhalten.

Die Konjugation bietet, äußerlich genommen, das Bild einer Begattung höherer Zwitter, die sich wechselseitig befruchten, wie die Lungenschnecken und Regenwürmer: wenn man den Begriff unscharf faßt als vorübergehende Vereinigung zweier Individuen im Gegensatz zur Kopulation, die deren dauernde Vereinigung bedeutet, so wäre die Konjugation weit verbreitet. Die Begattung aller höheren Tiere wäre eingeschlossen und die Befruchtung niederer Pflanzen, gewisser Pilze und Algen, von welch letzteren man eine ganze Ordnung nach ihrem häufigsten Zeugungsakt „Konjugaten" genannt hat. Es sind Fadenalgen, wie sie die mächtigen „Algenfladen" unserer Tümpel und Gräben bilden: zahllose Fäden setzen, indem sie sich nach allen Richtungen durchkreuzen, ein dichtes, watteähnliches Gewirr zusammen, das bei Tage, infolge darin ausgeschiedener Sauerstoffblasen, an die Oberfläche emporgetrieben wird, bei Nacht wegen aussetzender Assimilation, Verbrauch des Sauerstoffs zur Atmung und Beschwerung durch die tagsüber angesammelte Stärke untersinkt. Jeder Faden besteht aus einer Kette von Zellen, die durch gleichsinnig fortschreitende Teilungen in langer Reihe aneinander gewachsen sind. Liegen zwei solche Fäden, etwa von der Schraubenalge (Spirogyra), im gehörigen Reifezustand parallel nebeneinander, so wachsen Plasmabrücken zwischen je zwei einander gegenüberliegenden Zellen, und der Inhalt der einen fließt in die andere hinüber und verschmilzt dort mit ihr zur „Dauerspore"; danach wird die Verbindung zwischen den Fäden, indem sie verfault, wieder aufgehoben. Faßt man den Algenfaden als Pflanzenindividuum auf, so haben sich zwei Individuen vorübergehend vereinigt, mithin konjugiert; und da in aufeinander folgenden Zellen der plasmatische Inhalt nicht nach gleicher Richtung überzufließen braucht, sondern vielleicht hier nach links, dort nach rechts, so haben die Fäden Zellsubstanz ausgetauscht. Gegenüber der Infusorienkonjugation bestehen aber Unterschiede: der Austausch betrifft nicht Teile der Zelle, sondern ganze Zellen eines mehrzelligen „Individuums", das aber wegen fehlender Arbeits-

teilung seiner gleichartigen Komponenten besser als „Kolonie aus einzelnen Zellindividuen" betrachtet wird. Diese Zellindividuen vereinigen sich bleibend, — sie konjugieren nicht, sondern kopulieren. Und nicht der Zellfaden als solcher erhält sich infolge der stattgefundenen Verschmelzung am Leben, — im Gegenteile, er verwest; sondern nur die Verschmelzungsprodukte überdauern als dickwandige Sporen alle jetzt etwa einsetzenden schlechten Bedingungen — Frost oder Dürre —, um zu gegebener Zeit einen ganz neuen Algenfaden aus sich hervorkeimen zu lassen. Scheidet man solche Fälle aus, die von der Botanik vielfach als „Konjugation" geführt werden, so gelten sie ebenso wie die Keimzellenverschmelzung der Tiere als „Kopulationen", und die echte Konjugation büßt als Spezialerscheinung der Infusorien ihre allgemeine Bedeutung ein. Wichtig ist sie zur Einsicht in die Tatsache, daß es bei der auffrischenden Zeugung hauptsächlich auf die Zellkerne ankommt, da ja am Wanderkern höchstens eine verschwindende Menge Zellplasma adhäriert, wenn er in die andere Zelle abgeschoben wird.

4. Geschlechtlichkeit (Sexualität)

a) Geschlechtertrennung (sexuelle Differenzierung)

Bisher hatten wir vorausgesetzt, daß kopulierende Zellen — zwar nicht ihren inneren Anlagen, aber dem Umfang und Aussehen nach — einander gleich sind („Isogamie"); auch die Konjugation kann, falls wir im Kern das allein Maßgebende erblicken, hier noch eingerechnet werden. Indes bemächtigt sich die allgegenwärtige Arbeitsteilung auch der Gameten: war die Doppelarbeit der Beistellung erforderlichen Keimmateriales und des gegenseitigen Auffindens ursprünglich von gleichen Zellen in gleicher Weise zu leisten, so sehen wir schon bei manchen Urwesen jene zweifache Arbeit in qualitativer Weise aufgeteilt, indem sehr kleine „Mikrogameten" das Suchen und Finden, große „Makrogameten" die Materiallieferung und damit die Dauerfähigkeit übernehmen. Dieser Unterschied zwischen kopulierenden Zellen („Heterogamie") kommt morphologisch in folgender Weise zustande: die eine Zelle oder Zellkolonie teilt sich in langsamem Rhythmus, behält also in jedem Teilungsintervall genügend Zeit, um zur vollen Größe heranzuwachsen, liefert demzufolge relativ große, massige, sehr lange teilungs- und lebensfähig bleibende Tochterzellen, aber in geringer Zahl; eine andere Zelle oder Zellkolonie dagegen schlägt ein schnelles Teilungstempo ein, so zwar, daß vor dem Auseinanderfallen in zwei Tochterzellen oft schon diese selbst im Begriffe sind, in zwei oder mehrere Stücke zu zerspringen. Die Teilprodukte sind demgemäß zahlreicher, aber klein, plasmaarm und wegen des Stoffmangels sehr vergänglich. Kopulation erfolgt nun nicht mehr zwischen gleich beschaffenen, sondern nur zwischen je einer großen und kleinen Zelle. Bei der einzelligen Grünalge Ulothrix, bei den Geißelträgern Stephanosphaera und Trichosphaerium ist noch kein Unter-

schied zu merken; bei Pandorina beginnt er hervorzutreten, bei Eudorina (Abb. 44) ist er fast so groß wie zwischen Eiern und Samenfäden höherer Tiere, Samenknospen und Pollenkörnern höherer Pflanzen. Die Bewegungsfähigkeit der großen oder Makrogameten, die den Eiern der höheren Organismen entsprechen (S. 37, Abb. 5, Detail 5), ist erheblich eingeschränkt, — von herabgesetzter Beweglichkeit bis zu gänzlichem Bewegungsverlust gibt es wiederum, wie hinsichtlich der Größen selbst, alle Übergänge. Bei den Geißelinfusorien macht sich jener Verlust oft schon äußerlich durch Verkümmerung der zum Rudern dienenden peitschenförmigen Fortsätze bemerkbar. Und was die kleinen oder Mikrogameten, die den (mit ihrem „Schwanz" einem Geißelinfusor ähnlich gebliebenen) Samenkörperchen der höheren Tiere entsprechen (S. 37, Abb. 5, Detail 6), an Masse und damit an selbständiger Lebensfähigkeit verloren haben, gewannen sie an Massenhaftigkeit des Auftretens und an Bewegungsfähigkeit: so sind die Aussichten auf Stoffgewinn der Kopulationszellen und auf das gegenseitige Finden letzten Endes ziemlich gleichgeblieben, aber ein Vorteil wurde doch errungen: jetzt ist es in der Regel unmöglich, daß Zellen verschmelzen, die von gleichen Ursprungszellen oder Zellkolonien abstammen; die verschiedene Abstammung gewährleistet aber, in Homologie mit der Fremdkreuzung oder Wechselbefruchtung höherer Lebewesen, wirksamere Aufhebung der erworbenen Schädigungen.

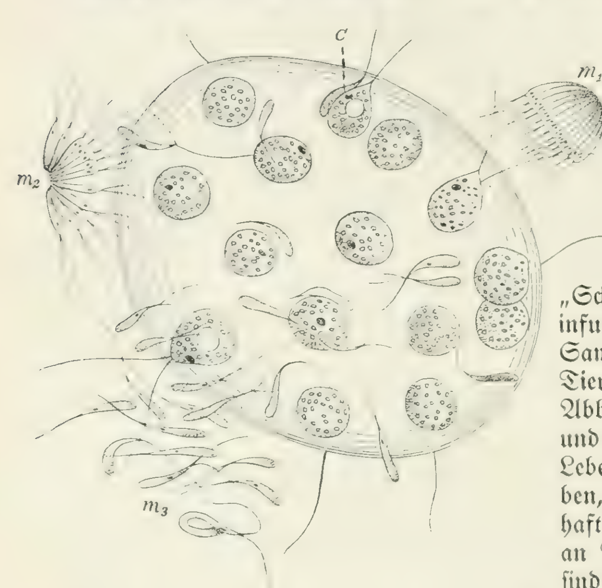


Abb. 44. Geißelalge Eudorina elegans, eine weibliche (aus Makrogameten bestehende) Zellkolonie umschwärmt von drei, zum Teil (m_1, m_2) noch bündelförmig zusammenbängenden Partien männlicher Keimzellen (Mikrogameten). Bei c Kopulatin einer Makro- und Mikrogamete.
Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

Zwar gibt es Zellenhaufen, die an einem Ende Makrogameten abschnüren, an anderer Stelle den Teilungsrhythmus beschleunigen oder in Zerfallsteilung übergehen und Mikrogameten liefern; das sind dann zwitterige Zellkolonien (z. B. das Kugeltierchen, Volvox globator, unter den Geißelträgern), wie sie ja auch bei den zusammengesetzten Lebewesen in Gestalt der meisten Blumen, einiger Polypen (S. 228,

Abb. 63 D) und der Landschnecken, Erdwürmer (S. 199, Abb. 50), Seescheiden (S. 275, Abb. 76) vorkommen. Aber dann ist häufig auf andere Art verhindert, daß Selbstbefruchtung, Verschmelzung der vom selben Zellkomplex abstammenden Mikro- und Makrogameten, eintrete. Bei Volvox globator sind die Mikrogameten fertig und schwärmen aus, wenn die Makrogameten noch gar nicht kopulationsreif sind; sie können deshalb nur mit den Makrogameten einer benachbarten, weiter vorgeschrittenen Kolonie kopulieren. In nächster Verwandtschaft des Volvox globator, bei Volvox aureus (Abb. 45), ist die Zwitterigkeit bereits der Getrenntgeschlechtigkeit gewichen: ein und dieselbe Zellenkolonie kann hier nicht beiderlei Keimzellen, sondern nur entweder Makro- oder Mikrogameten erzeugen. Einen Zellenhaufen dieses Geschöpfes, das dem gemeinsamen Ursprung von Tier- und Pflanzenreich ganz nahe steht — das Maulbeerstadium der Furchung ist eine Wiederholung der Geißelträgerkolonie in der Keimlingsbildung selbst der höchsten Lebewesen —, einen solchen Haufen im übrigen gleichartiger, nur

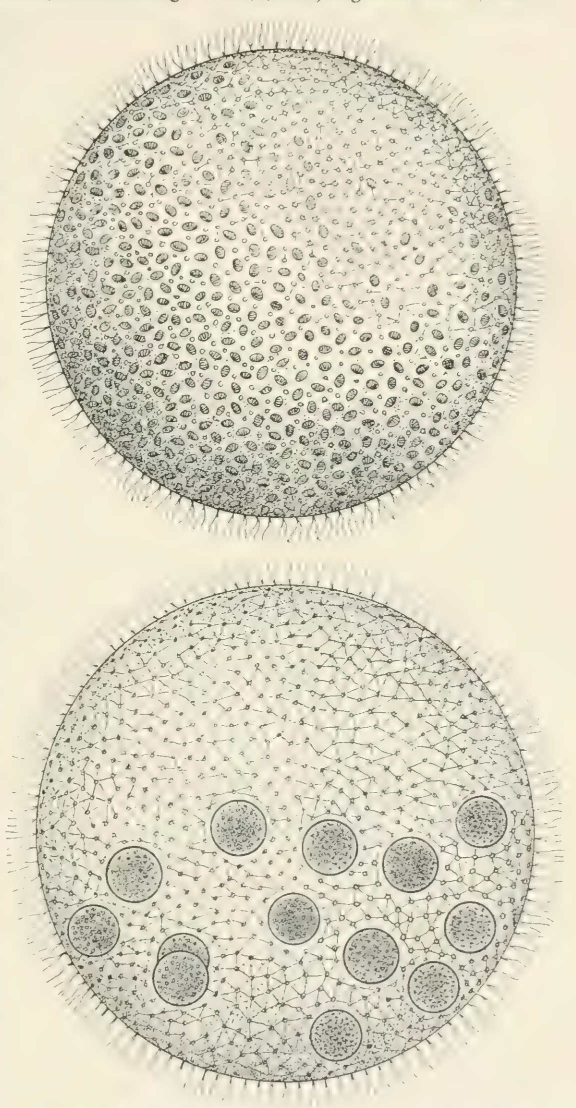


Abb. 45. Kugelalge (Volvox aureus), oben männliche Zellkolonie mit vielen Paketchen männlicher Keimzellen (Mikrogameten); unten weibliche Zellkolonie mit 13 Eizellen (Makrogameten).
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen.")

nahe beisammen liegender Zellen, der irgendwo Mikrogameten abschnürt, dürfen wir bereits als ein Männchen; einen ebensolchen, der Makrogameten abschnürt, als Weibchen bezeichnen.

b) Geschlechtsbestimmung (sexuelle Determinierung)

Der Leser, der S. 41, 42 erfuhr, daß letztlich Kohäsionsverlust am Äquator der Zelle schuld daran ist, wenn sie sich teilt, mag jetzt fragen: wie kommt es, daß eben dieser Verlust ihrer zusammenhaltenden Kraft bei der Mikrogamete schon um vieles früher eintritt, lang ehe sie die für den betreffenden Organismus sonst normale Zellengröße erreicht hat? Jedem wird von vornherein klar sein, daß es Faktoren geben muß, etwa Schwankungen der Ernährung, Temperatur, des Druckes in der umgebenden Flüssigkeit, die den Mechanismus der Zellteilung beeinflussen. Beispielsweise ermittelten Popoffs Kulturversuche mit dem Glockentierchen Carchesium Wärme als förderlich zur Bildung von Makro-, Kälte zur Bildung von Mikrogameten. Nun bleiben aber solche Erlebnisse, welche die Zelle in bezug auf die energetische Situation ihrer Umwelt zu machen in der Lage war, eindrucksweise lange in ihr erhalten, selbst wenn die Schwankungen der Lebenslage wieder zur Norm zurückkehrten. So ist verstehbar, daß Verschiebungen des Teilungsrhythmus, die ursprünglich physikalisch-chemisch bedingt waren und zur Differenzierung von Makro- und Mikrogameten geführt haben, sich unabänderlich festlegen und fortan auch bei gleichbleibender energetischer Situation ablaufen. Der äußere Ursachenmechanismus ist dann durch Vermittlung des Plasmagedächtnisses ein innerer geworden.

Noch eine allgemeine Anregung darf theoretischen Erwägungen entnommen werden: wir erkannten das Einsetzen der Geschlechtertrennung im Protistenreich; halten wir diese Tatsache zusammen mit der biogenetischen Wiederholungsregel und dem einzelligen Entwicklungsbeginn im Pflanzen- und Tierreich, so wird daraus zu folgern sein, daß die Entscheidung, ob später aus dem Keim ein Männchen oder Weibchen wird, schon in jenem einzelligen Keim getroffen ist, spätestens im Augenblick seines Zusammenschmelzens zur Zygote.

Diese Überlegungen finden ihre Begründung in den Experimenten über Geschlechtsbestimmung: sie zeigen, daß es zwar schwer ist, aus einem Keim je nach Wahl ein Weibchen oder ein Männchen zu machen, — und um so schwerer, je höher die stammesgeschichtliche Stellung des Organismus, die zugleich einen annähernd ebenso hohen Grad an erblicher Fixation der Geschlechtertrennung bedeuten kann; daß aber sicheres Gelingen möglich ist bei Einflußnahme auf den unentwickelten Keim. In höheren Tieren mit innerer Befruchtung und Entwicklung ist uns dieses kritische Stadium schwer zugänglich; deshalb haben Versuche, das Geschlecht von Säugetieren einschließlich des Menschen beliebig zu bestimmen, die mehrdeutigsten Ergebnisse gehabt. Es wäre aber ungerechte Zweifelsucht, ebensolchen Versuchen an niederen Tieren,

sowie an niederen und einigen höheren Pflanzen die positive Eindeutigkeit abzusprechen. Um so weniger wird man das tun dürfen, als sämtliche Ergebnisse sich zwanglos einer gemeinsamen Regel fügen, die in folgendem Satze ausgesprochen ist: alle äußeren und inneren Bedingungen, die den Ernährungsprozeß in der Zelle steigern, beeinflussen sie in weiblicher Richtung; alle, die ihn herabsetzen, in männlicher Richtung. — Die besser und die schlechter ernährte, die weiblich und die männlich induzierte Zelle sind fürs Auge am Größenverhältnis zwischen Kern und Leib („Kern-Plasma-Relation", S. 116) zu erkennen: in allen männlichen Zellen, am schärfsten ausgesprochen in den Mikrogameten (Samenzellen) mit ihrer winzigen Plasmamenge, ist jenes Verhältnis zugunsten des Kernes verschoben; in weiblichen, besonders den Eizellen, umgekehrt. Wenn daher in einem Kern die Kernplasmarelation K/P einen großen Zähler, einen kleinen Nenner dieses Bruches bekommt, so begünstigt sie die Entstehung eines Männchens, im entgegengesetzten Falle die eines Weibchens. Hunger, Kälte, Dunkelheit, Gifte oder schädliche Abfälle, mit einem Worte Einflüsse, die den Stoffwechsel beeinträchtigen, machen die Zelle plasmaärmer, wodurch der Kern für sie verhältnismäßig zu groß erscheint; Wärme, maßvolle Sättigung — nicht übertriebene Mast, die auf die Dauer ebenfalls das Aufnahmsvermögen behindert —, Licht, Abwesenheit toxischer Stoffe machen die Zelle plasmareicher, wodurch der Kern in ihr relativ klein erscheint. An jener Grenze, wo Entwicklung überhaupt noch zustande kommt — man denke an die Majorität männlicher Fehl- und Totgeburten —, entsteht das Männchen; in dieser Fülle, wo die Entwicklung leicht und bestens zustande kommt, entsteht das Weibchen.

Am bereitwilligsten fügen sich geschlechtsbestimmenden Einflüssen die Zwitter (Hermaphroditen), indem sie durch Unterdrückung des einen Geschlechtes das andere ausschließlich hervortreten lassen, also getrennt geschlechtlich (Gonochoristen) werden. Gelungene Versuche liegen vor am Süßwasserpolypen (S. 228, Abb. 63), der Schlauchalge Vaucheria, Farnen und Schachtelhalmen, Mais und Wassermelonen. Nächstdem gelingt es am ehesten, einen getrennt geschlechtigen Organismus nur teilweise umzustimmen, nämlich das ihm eigene Geschlecht nicht ganz verschwinden, sondern nur daneben auch das andere sichtbar zu machen, — also im Gegensatz zur vorigen Gruppe Umwandlung von Gonochorismus in Hermaphrodismus. Bejahende Versuche liegen vor am Süßwasserwurm Criodrilus (S. 199, Abb. 50), an Hopfen, Lichtnelke und wieder am Mais. Dieser ist sehr lehrreich: die normale Maispflanze ist zwitterig in der Weise, daß der Halm gipfelständig eine Rispe aus lauter männlichen (Staub-) Blüten, in den Blattachseln Kolben durchweg aus weiblichen (Frucht-) Blüten trägt. Zwitterig am Mais ist also das Pflanzenindividuum als Ganzes betrachtet; reingeschlechtlich jedoch ist ein und derselbe Blütenstand. Zwitterigkeit wird zur Getrenntgeschlechtlichkeit, wenn entweder die männlichen oder die weiblichen Blütenstände gar nicht gebildet werden: letzteres geschieht bei dichtem Anbau als

Viehfutter, wegen Lichtmangel und unzureichender Ernährung auch aus dem Boden. Getrenntgeschlechtigkeit wird zur Zwitterigkeit, wenn innerhalb der männlichen Blütenstände weibliche, innerhalb der weiblichen Stände männliche Blütenbestandteile auftreten: letzteres geschieht nach Iltis bei parasitären Erkrankungen (Maisbrand), die den Ernährungszustand im Kolben lokal benachteiligen; beides ist in Experimenten von Blaringhem mit abnormer Düngung, Feuchtigkeit und Beleuchtung erzielt worden. — Keiner besonderen Schwierigkeit endlich unterliegt es, einen geschlechtstätigen, gleichviel ob getrennt- oder gemischtgeschlechtlichen Organismus in geschlechtslosen Zustand überzuführen: abgesehen natürlich von operativer und degenerativer Kastration ist insbesondere jeder Einfluß, der übermäßige Anhäufung von Reservestoffen (Fett u. dgl.) erzwingt, dazu imstande; am bekanntesten ist die durch Überdüngung, Warmhaltung und Abhaltung gewisser Strahlengattungen erzeugte „Verlaubung" (Phyllodie) der Pflanzen, — die Erscheinung „gefüllter Blüten" bei den in fetter Erde und unter Mistbeetfenstern kultivierten Gartenblumen beruht darauf und besteht in Umwandlung von Staub- und Fruchtblättern in Blumenblätter, wenn nicht ganzer Blüten in Laubblattrosetten.

Am schwersten ist es, wie gesagt, einen getrenntgeschlechtlichen Organismus so umzustimmen, daß sein eigenes Geschlecht vollkommen verschwindet und nur das andere zur Geltung gelangt. Die Keimzelle ist ja, so behaupteten wir bereits auf Grund der biogenetischen Wiederholungsregel, geschlechtlich differenziert; und wir sehen ihr das zuweilen schon mit unseren beschränkten Beobachtungsmitteln in ihrer Kernplasmarelation an, außerdem und besser, wie bald zu beschreiben, in ihrem Chromosomenbestand. Wenn doch aber andererseits das Geschlecht willkürlich hervorgebracht werden kann, so ist jene Differenzierung keine eindeutige, sondern muß mindestens eine zweideutige sein; außer den Stoffen, welche die Anlage zu weiblicher Entwicklung vorstellen (Gynoplasma), müssen noch solche mit männlicher Entwicklungstendenz vorhanden sein (Androplasma), — jene in der männlich, diese in der weiblich differenzierten Zelle gehemmt oder in geringerer Menge vorhanden. Jede Zelle vereinigt aber beiderlei Geschlechtsstoffe, und wenn wir sie mit Erfolg geschlechtlich „bestimmen", so verschaffen wir der von uns gewählten Geschlechtstendenz gegenüber der jeweils anderen definitive, ausschließliche Gültigkeit. Wir brauchen, strenge genommen, das Geschlecht nicht erst zu determinieren; sondern das Äußerste, was wir tun können, besteht darin, die eine Tendenz durch deren Hemmung und Aktivierung der entgegengesetzten in diese andere umzuschalten. Statt „Bestimmung" hätte man also genauer und bescheidener nur von „Umstimmung" des Geschlechtes zu sprechen. Die Keimzelle befindet sich im Zustande „potentieller Zwittrigkeit": wir vollbringen an ihr dasselbe wie bei einem Zwitter, der es normalerweise zeitlebens bleibt; wir verschieben das Gleichgewicht der beiden Geschlechtsanlagen bis zum Untergang der einen zur alleinigen Weiterbildung der anderen.

Je früher mit der Umstimmung begonnen wird, desto verläßlicher und nachhaltiger fällt das Ergebnis aus. Die besten Objekte dafür sind Rädertiere (S. 238, Abb. 68 unten), Pflanzenläuse (S. 238, Abb. 69) und niedere Krebse (besonders die Wasserflöhe, Daphniden — S. 238, Abb. 68 oben) mit ihrer ohnedies von der Jahreszeit abhängigen Sexualitätsänderung, die also vermutlich trotz mancher Hartnäckigkeit nicht in der Stärke erblich fixiert ist wie bei anderen Tieren. Woltereck unterscheidet bei Wasserflöhen folgende empfängliche Epochen der Geschlechtsumwandlung: erstens kurz ehe das Ei aus dem Eierstock austritt, zweitens auf viel früheren Stadien, nämlich im unausgebildeten Keimlager des Eivorrates für künftige Würfe, dann in der Geschlechtsanlage des Embryos, endlich im reifenden Ei für die nächste Generation. Diese sensiblen Perioden werden als Möglichkeiten „progamer Geschlechtsbestimmung" (vor der Befruchtung) zusammengefaßt; die „syngame Geschlechtsbestimmung" (während und durch Befruchtung) rechnen wir zur Geschlechtsverteilung und Geschlechtsvererbung; es erübrigt, die „epigame Geschlechtsbestimmung" (nach der Befruchtung) zu besprechen, deren neuesten, merkwürdigsten Fall wir schon kennen, weil er mit Neotenie des parasitischen Männchens verknüpft ist: beim Sternwurm Bonellia viridis (S. 167). Im allgemeinen begünstigt schmarotzende Lebensweise das Zwittertum (z. B. Schleimfisch Myxine, Assel Cymothoa, Würmer Rhabdonema und Myzostoma); man wird sich vorstellen dürfen, daß deshalb in den Bonellialarven verhältnismäßig lange eine hermaphroditische Anlage erhalten bleibt, die eine so späte Entscheidung erlaubt. Außerdem sind natürlich durch das extreme Beibehalten von Larvencharakteren nur seitens des Männchens besondere Bedingungen geschaffen. Auffälligerweise bewahren aber auch viele Froschlarven lange einen geschlechtlich unentschiedenen Charakter, der in Versuchen von Hertwig durch Kälte besonders häufig in entschieden männlichen übergeführt wurde. Kowalewsky will bei Kaninchen bis zum Ende der ersten Schwangerschaftshälfte durch Sauerstoffmangel ein Geschlechtsverhältnis von 5—7 Männchen zu 1 Weibchen hergestellt haben. Einige andere Fälle übergehe ich, weil sie den Einwand nicht ausschließen, daß das in der Nachzucht fehlende oder spärlich vorhandene Geschlecht nur vermehrter Sterblichkeit unterlag, indem es dem geschlechtsbestimmenden Faktor weniger Widerstand leistete. Meist ist das männliche Geschlecht diesbezüglich hinfälliger.

c) Geschlechtsvererbung (sexuelle Heredität)

Das Gegenstück zur nachträglichen Umstimmung liefert die vorherige Bestimmung („Präinduktion") des Geschlechtes auf Generationen hinaus, wie sie von De Vries am Mohn, von Blaringhem am Mais, von Klebs an Ehrenpreis und Hauswurz, von Maupas und Shull an Rädertieren, genauestens von Woltereck an Wasserflöhen festgestellt wurde. Hier überall kann mit den Geschlechtsanlagen während ihrer vorhin aufgezählten „sensiblen Perioden" eine Veränderung ge-

schehen, die nicht bloß das Geschlecht des sich unmittelbar entwickelnden Individuums, sondern auch das seiner Nachzucht zu beeinflussen vermag: man kann nicht anders sagen, als daß in diesen Fällen die Eigenschaft, einem bestimmten Geschlechte anzugehören, erst erworben und dann vererbt wurde. Schon daraus ist zu ersehen, daß das Geschlecht der erblichen Übertragung von Generation zu Generation unterliegt gleich irgendeinem Rassenmerkmale. Nicht nur dort tritt diese Tatsache hervor, wo es galt, ein zuerst umgeschaltetes Geschlecht nachher konstant zu erhalten, sondern auch dann, wenn nur das bereits vorhandene Geschlecht im Generationsverlaufe verfolgt wird. Das ist in der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung, an der von vornherein beide Geschlechter beteiligt sind, durch Kreuzungsversuche möglich, in denen ein Merkmal normalerweise nur mit einem Geschlecht verknüpft erscheint, durch besondere Zuchtanordnung auch aufs andere Geschlecht übertragen wird („geschlechtsbegrenzte Vererbung"). Das Beispiel des Stachelbeerspanners und seiner in der Natur dem weiblichen Geschlecht eigentümlichen milchfarbenen Abart (var. lacticolor) soll zeigen, wie das gemeint ist (Taf. IV, Fig. 1a und b).

Doncaster und Raynor, die beide Formen kreuzten, konnten also zu Beginn von der gewöhnlichen, schwarzgefleckten Form nur ein Männchen nehmen, weil von der anderen Form zunächst keine Männchen existierten. Man erhält eine in beiden Geschlechtern aus lauter typischen gefleckten Tieren bestehende Tochter- und daraus eine Enkelgeneration, die aus $^3/_4$ typischen Exemplaren (Männchen und Weibchen) sowie aus $^1/_4$ milchfarbenen Exemplaren (lauter Weibchen) besteht. Jetzt wird ein typisch aussehendes Männchen der Tochtergeneration (die aus Mischung von Typus × lacticolor hervorging) mit einem milchfarbenen Weibchen gekreuzt, und das Ergebnis sind $^1/_2$ typische Exemplare (Männchen und Weibchen), sowie $^1/_2$ Lacticolorexemplare, unter denen sich aber diesmal neben Weibchen auch Männchen befinden. Schließlich führen wir eine Kreuzung aus, die umgekehrt ist wie die vorige, was wir erst jetzt tun können, weil wir ja erst jetzt milchfarbene Männchen haben: ein typisch aussehendes Weibchen der Tochtergeneration (das in bezug auf die Merkmale „typisch" und „lacticolor" gemischtrassig ist) ergibt mit dem Lacticolormännchen zur Hälfte typische, zur anderen Hälfte milchfarbene Exemplare; doch diesmal sind alle typischen Formen Männchen und alle milchfarbenen Weibchen, also gleichviele Männchen und Weibchen mit daran geknüpften Geschlechtsmerkmalen. Wir könnten jetzt beliebig lange fortzüchten: immer würden die Männchen der reichlich schwarz gezeichneten, die Weibchen der auf weißem Grund nur ein wenig gelb gezeichneten Rasse angehören, immer würden von den einen wie den anderen 50 % vorhanden sein.

Analoge Nachweise glückten bei Hühnern, Fliegen und durch Stammbaumstudien menschlicher Familien mit geschlechtsbegrenzten Leiden (Bluterkrankheit, Farbenblindheit); sowie durch Correns' Kreuzungen der gemeinen Zaunrübe (Bryonia dioica) mit der weißen Zaunrübe (B. alba);

erstere ist „zweihäusig“ (diözisch), d. h. vollkommen getrenntgeschlechtlich, — ein Exemplar trägt nur männliche, ein anderes nur weibliche Blüten; letztere ist „einhäusig“ (monözisch), d. h. unvollkommen zwittrig, — männliche (Staubgefäße) und weibliche (Stempel) Organe sind zwar nicht in einer Blüte, aber doch als Staub- und Stempelblüten auf demselben Stock vereinigt. Ergebnisse dieser Kreuzungen zeigen, daß alle Samenknospen die Tendenz haben, ausschließlich weibliche Nachkommen zu geben, die Staubkörner dagegen zur Hälfte die Tendenz, Männchen, — zur anderen Hälfte die Tendenz, Weibchen zu liefern. Beim Zusammenkommen von Keimzellen mit ungleicher Geschlechtstendenz behält die männliche die Oberhand, so daß dann der Nachkomme ein Männchen wird.

Wir können nunmehr das allgemeine Geschlechtsvererbungsresultat der Züchtungs- und Stammbaumforschung in einfache Formeln bringen, deren volles Verständnis freilich erst nach Kenntnisnahme der Mendelschen Regeln (im folgenden Kapitel, S. 259) möglich ist, denn sie sind ein Ausdruck und Spezialfall dieser Vererbungsregeln. Bezeichnen wir die männliche Anlage eines Staubkornes bzw. Samenfadens mit M, die weibliche einer Samenknospe bzw. eines Eies mit w, so entsteht durch ihren Zusammentritt ein Männchen mit der Anlagenzusammensetzung Mw, — also zwar ein in bezug auf seine Geschlechtsanlage nicht ganz rein-, sondern gemischtrassiges Männchen, aber nach dem eben Gehörten immerhin ein Männchen. Daraus folgt, daß ein weibliches Individuum in seinem Anlagenschatz die Anlage M nicht besitzen darf, denn überall, wo M dabei ist, gelangt nur M zur äußerlichen Geltung. Das Weibchen besäße also die Anlagenzusammensetzung ww, und bei der gewöhnlichen Fortpflanzung gelangten fortwährend Männchen Mw mit Weibchen ww zur Vermischung. Sollten sich diese Geschlechtsanlagen bei den Nachkommen in noch so vielen Kombinationen ergehen, so sind doch nur folgende möglich: Mw, wM, ww, ww, — jede davon wegen gleicher Wahrscheinlichkeit in gleicher Häufigkeit; da w unsichtbar bleibt, wo M mit zugegen ist, so bedeutet das ebensoviele Männchen wie Weibchen. Man hat Fälle vorgefunden, wo nicht die männliche Anlage über die weibliche, sondern umgekehrt die weibliche Geschlechtstendenz über die männliche dominiert: dann ist aber das weibliche Geschlecht gemischtrassig; es kreuzen sich Wm mit mm, was die gleich oft realisierten Kombinationen Wm, mW, mm, mm liefert, — also praktisch dasselbe Endresultat wie früher, Weibchen und Männchen im ungefähren Häufigkeitsverhältnis von 1 : 1, wie es dem tatsächlichen Verhalten in der Natur entspricht und durch ausgedehnte statistische Erhebungen bestätigt wurde. Denn daß in Mitteleuropa die Frauen etwas zahlreicher sind als die Männer, hängt nur mit größerer Sterblichkeit der letzteren zusammen. Selbst bei Tieren mit ausgesprochener Vielweiberei („Polygamie“ — z. B. Huhn) und Vielmännerei („Polyandrie“ — z. B. einige Gallmücken und Wespen) erklärt sich das Mißverhältnis durch frühzeitiges Absterben derjenigen Keime, die dem später in der Minderzahl vorhandenen Geschlechte angehörten.

d) Geschlechtsverteilung (sexuelle Disponierung)

Wir beschrieben zuvor die indirekte Kernteilung, deren Hauptmoment darin besteht, daß jede Kernschleife längsgespalten, je eine Spalthälfte in je eine Tochterzelle getragen wird. Nicht bloß genaueste Halbierung der Kernschleifenquantität, sondern auch gerechteste Verteilung der etwa darin geborgenen Qualitäten ist dadurch gesichert. Die Zahl und das bestimmt qualifizierte Sortiment von Kernschleifen muß in allen Körperzellen, die aus der Keimzelle hervorgehen, konstant bleiben; auch innerhalb einer und derselben Tier- oder Pflanzenart ist die Zahl der Kernschleifen stets die gleiche, ein Kriterium, das wir behufs Feststellung der Artzugehörigkeit in den Geweben der unechten Pfropfhybride oder Chimären bereits ausgenützt hatten.

Einen Augenblick gibt es in der Generationsfolge sich teilender Zellen, wie jene Ziffer Gefahr läuft, verdoppelt zu werden: die Kopulation der Geschlechtszellen. Da hier zwei Zellen samt Kernen verschmelzen, müssen unvermeidlich zwei Sortimente von Kernschleifen zusammenkommen, — das väterliche und das mütterliche Sortiment. Demnach wäre zu erwarten, daß eine Chromosomenzahl von beispielsweise 24, die den Eltern eigen, bei den Kindern schon auf 48, den Enkeln auf 96 usw. erhöht werde. Das ist nun nicht zutreffend; vielmehr erblicken wir im angegebenen Falle bei sämtlichen Generationen immer wieder 24 Chromosomen. In Gestalt einer „Reifeteilung" ist nämlich eine Vorkehrung getroffen, welche die Zahl zum einfachen Bestande reguliert; sie verläuft für tierische wie pflanzliche, männliche wie weibliche Keimzellen in prinzipiell übereinstimmender Weise. Die Keimzellen entstehen durch Vermehrung des Keimepithels in den Keimlagern oder Keimstöcken (Eierstock, Ovarium — Hoden, Spermarium), wo sie bei ihren Teilungen drei charakteristische Stufen durchlaufen: 1. Urkeimzellen (Ureizellen, Ovogonien — Ursamenzellen, Spermatogonien); 2. Keimmutterzellen (Eimutterzellen, Ovozyten — Samenmutterzellen, Spermatozyten); 3. fertige Keimzellen (Eizellen, Ovula — Samenzellen, Spermien). Daß die männlichen Keimzellen zum Schlusse, ohne sich nochmals zu teilen, eine Gestaltwandlung von eben reif gewordenen Samenzellen (Spermatiden) zu endgültig kopulationsfähigen Samenfäden oder Samentierchen (Spermatozoen) durchmachen, ist für uns von geringerer Wichtigkeit.

Zur Verwandlung aus Stufe 2 in 3 führen die Reifeteilungen (Abb. 46, 47); jede Keimzelle teilt sich zweimal entzwei und sollte vier definitive Keimzellen liefern. Von verhältnismäßig untergeordneter Bedeutung ist es, daß dies strenge nur bei den männlichen Keimzellen zutrifft (Abb. 46); wogegen jene selben Teilungen die weibliche Keimzelle in so sehr ungleiche Stückchen zerlegen, daß nur das größere lebensfähig bleibt. Die kleineren, die „Polzellen" oder „Richtungskörperchen" (Abb. 47 — so geheißen, weil sie in bestimmter Richtung

zu einem Eipol wandern), entwickeln sich nicht weiter, sondern gehen bald zugrunde, trotzdem das erste Polkörperchen sich vorher selbst noch einmal teilen kann. Aus einer Samenmutterzelle entstehen also vier reife Samenzellen, aus einer Eimutterzelle nur eine reife Eizelle und zwei bis drei Polzellen.

Höchste Bedeutung erlangen nun aber die Reifungsteilungen in bezug aufs Verhalten ihres Kernschleifenbestandes. Die erste zeigt oft noch nichts Besonderes, sondern verläuft unter Spaltung jeder einzelnen Schleife

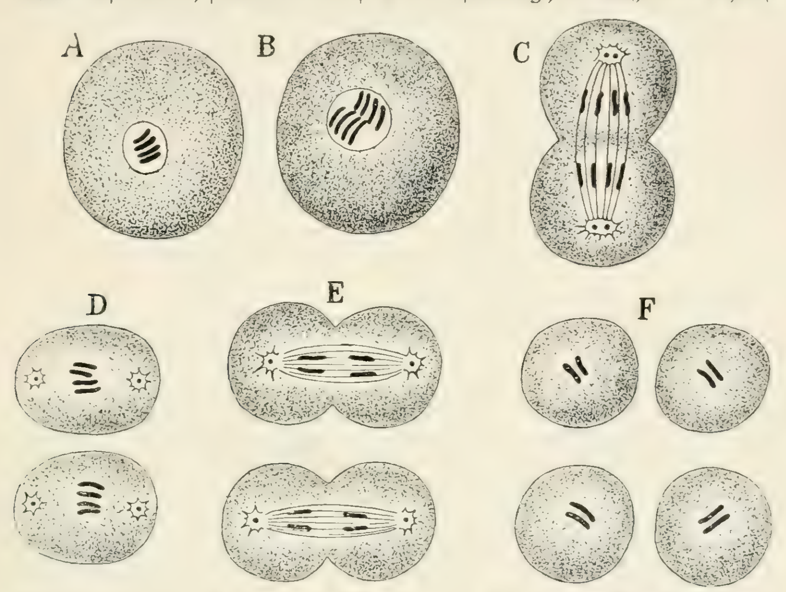


Abb. 46. Samenreifung, schematisch: A—D 1. Reifeteilung (Äquationsteilung), A Samenmutterzelle (Spermatozyte) 1. Ordnung, D Samenmutterzellen (Spermatozyten) 2. Ordnung; E deren Reduktionsteilung (2. Reifeteilung), F reife Samenzellen (Spermatiden), die sich ohne weitere Teilung meist noch in die Samenfäden (Spermatozoen) umformen müssen.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

(„Äquationsteilung"). Bei der zweiten jedoch bleiben die Kernschleifen ungeteilt und wandern als ganze Stücke in die Zellhälften. Hatte die Keimmutterzelle 24 Kernschleifen, so wandern mithin jetzt 12 ganze, ungeteilt bleibende in die eine, 12 in die andere reif werdende Keimzelle. In dieser ist deshalb die Zahl der Kernschleifen auf die Hälfte herabgesetzt („Reduktionsteilung"). Äquations- und Reduktionsteilung können Platz tauschen, was im Ergebnis natürlich gleichbleibt. Wenn also jetzt zwei solche Keimzellen mit halbem („haploidem") Kernschleifenbestand sich vereinigen, so ergänzen sie ihn wieder auf die volle („diploide") Zahl. Demnach sollten, so mannigfaltig die Chromosomenziffern bei verschiedenen Pflanzen- und Tierspezies sein mögen, in den Leibeszellen doch nur gerade Zahlen vorkommen.

Es besitzen aber die Zellen des Männchens oft eine ungerade Zahl, nämlich um ein Chromosom weniger als die des Weibchens (Abb. 48). Die Halbierung des Vorrates bei der Reduktionsteilung kann dann nicht genau erfolgen, sondern die Hälfte der Samenzellen empfängt ein überzähliges, die andere Hälfte um ein Chromosom weniger. Beispielsweise beherbergen die Leibeszellen der weiblichen Feuerwanze 24, sämtliche reife Eizellen 12 Chromosomen; die Leibeszellen der männlichen

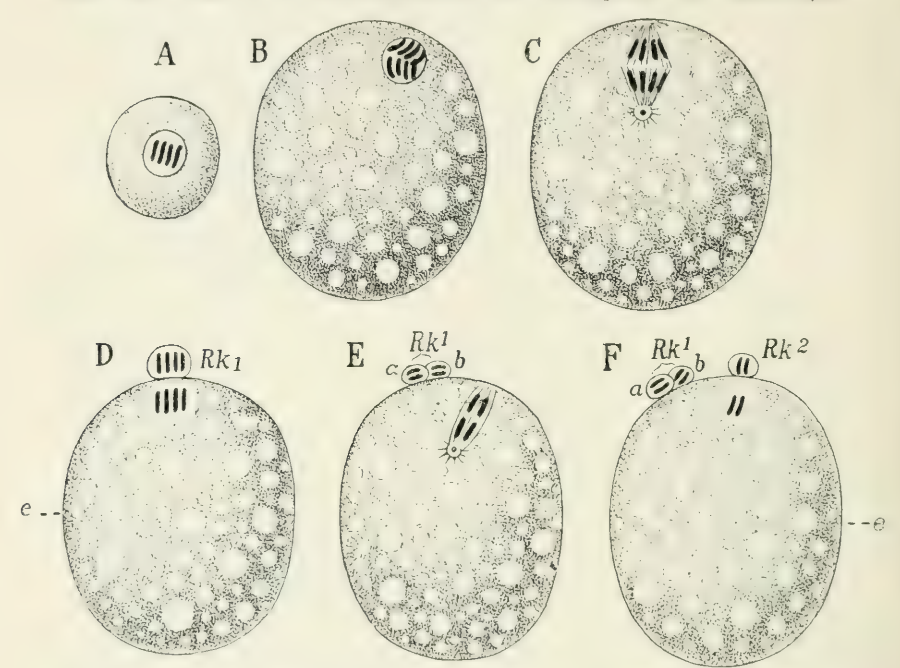


Abb. 47. Eireifung, schematisch: A—D 1. Reifeteilung (Äquationsteilung), A Eimutterzelle (Ovozyte) 1. Ordnung, D Eimutterzelle 2. Ordnung mit dem ersten Richtungskörper Rk_1; E 2. Reifeteilung (Reduktionsteilung) und Teilung des ersten Richtungskörpers in a und b; F reife Eizelle mit beiden Richtungskörpern Rk^1 und Rk^2.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

Wanze 23 Chromosomen, — demgemäß muß die eine Halbpartie reifer Samenzellen gleich den Eiern 12, die andere Partie nur 11 Chromosomen erhalten. Dringt nun eine Samenzelle mit 12 Chromosomen in ein beliebiges Ei, so entsteht ein Keimling von 24 Chromosomen — ein weiblicher Keimling; dringt ein Same mit 11 Chromosomen in irgendein Ei, so entsteht ein Embryo mit 23 Chromosomen — ein männlicher Embryo. Das Chromosom, von dessen An- oder Abwesenheit es abhängt, ob die Befruchtung ein Weibchen oder Männchen ergibt, wird X-Chromosom genannt: alle Eier enthalten es, aber nur die Hälfte der Samenfäden; in allen weiblichen Körperzellen ist es doppelt, in allen männlichen nur einfach vertreten. Alle Eier sind daher

untereinander gleich: das weibliche Geschlecht ist, weil es nur einerlei Keimzellen produziert, **monogametisch**; die Samenfäden sind ungleich: das männliche Geschlecht ist, weil es zweierlei Keimzellen erzeugt, **digametisch**.

Der eben beschriebene Fall — nach der Wanzengattung, wo er zuerst entdeckt wurde, „**Protenor-Typus**" (Abb. 48) genannt, aber weit verbreitet — ist der einfachste. Abweichungen ergeben sich insoferne, als zuweilen das X-Chromosom, statt in einer Hälfte der Samenzellen zu fehlen, hier durch ein anders aussehendes, meist kleineres **Y-Chromosom** vertreten sein kann („**Lygäus-Typus**" — Abb. 49), welch letzteres übrigens für unsere Beobachtungsmittel zuweilen von

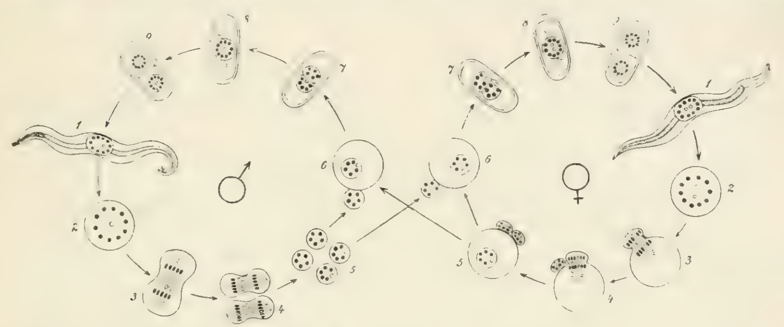


Abb. 48. „**Protenor-Typus**" **geschlechtsbegleitender Kernschleifen**, und zwar die Chromosomengeschichte des Fadenwurmes Ancyracanthus cystidicola: ♀ weiblicher, ♂ männlicher Zyklus; gewöhnliche Chromosomen („Autochromosomen") schwarz, Geschlechtschromosomen („Heterochromosomen") weiß ausgespart. 1 Geschlechtstier (♂ mit einem, ♀ mit zwei Heterochromosomen), 2 Urgeschlechtszelle, 3 Reduktions-, 4 Äquationsteilung, 5 reife Geschlechtszellen (beim Ei mit den zwei ihm auflagernden Richtungskörpern), 6 Befruchtung (rechts mit einem das Heterochromosom „x" enthaltenden, links mit einem dieses x-Element nicht enthaltenden Spermatozoon), 7 Kernverschmelzung, 8 beginnende, 9 vollendete erste Furchung.

(Nach Mulsow vereinfacht, aus Correns-Goldschmidt.)

einem X-Chromosom fast oder ganz ununterscheidbar wird („**Ascaris-Typus**"); ferner, indem die das Geschlecht kennzeichnenden Kernschleifen („**Heterochromosomen**"), entweder nur eines oder beide, vorübergehend oder dauernd in zwei oder mehrere Stücke zerspalten sein, weiter, indem sie neben dem Hauptkern ein selbständiges Keimbläschen formieren können; endlich, indem die soeben geschilderte Digametie statt beim Männchen fürs Weibchen zutrifft („**Echinus-Typus**") und dann zweierlei Eier ($^1/_2$ mit V-, $^1/_2$ mit Z-Chromosom) gebildet werden, aber nur einerlei Samenzellen (durchweg mit Z-Chromosom).

Diese Ergebnisse bilden eine willkommene Ergänzung und Vertiefung unserer Formeln der Geschlechtsvererbung: Ergänzung insoferne, als nunmehr auch die Chromosomenverhältnisse lehren, warum Männchen und Weibchen in annähernd gleicher Häufigkeit vorhanden sein müssen; Vertiefung, weil sie unseren Buchstabenbezeichnungen Mw und ww bzw. Wm und mm konkreteren Inhalt verleihen: das Geschlecht, dessen

Geschlechtsanlagen durch Zusammensetzung aus zwei Buchstaben bezeichnet worden war, ist im Lichte unseres jetzigen Fortschritts dasjenige, welches zweierlei Geschlechtszellen erzeugt, nämlich solche mit und ohne X- bzw. Z-Chromosom. Mw bedeutet, daß das männliche Geschlecht in dieser Weise digametisch ist (viele Gliedertiere, Würmer, Vögel, Säuger — häufigerer Fall); Wm soll heißen, das weibliche Geschlecht erzeugt zweierlei Geschlechtszellen (Seeigel, Schmetterlinge — seltener Fall); ww deutet an, es gibt nur einerlei Sorte von Eiern; mm, alle Samenfäden sind untereinander gleich.

Es geht nicht an, die Geschlechtschromosomen, wie viele Forscher es tun, „geschlechts**bestimmende**" Chromosomen, z. B. das X-Chromo-

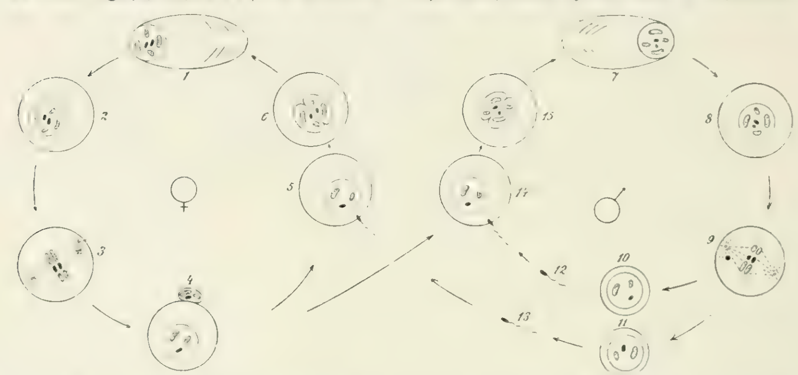


Abb. 49. „**Lygäus-Typus**" **geschlechtsbegleitender Kernschleifen**, die Chromosomengeschichte der Reiterwanze Lygaeus turcicus, ♀ weiblicher, ♂ männlicher Chromosomenzyklus; gewöhnliche Chromosomen („Autochromosomen") grau punktiert, Geschlechtschromosomen („Heterochromosomen", und zwar ein größeres „x-Element", ein kleineres „y-Element") schwarz; 1 weibliches Geschlechtstier, 2 unreife Eizelle, 3 Reduktionsteilung, 4 reifes Ei mit Richtungskörper, 5 Besamung, 6 Kernverschmelzung im befruchteten Ei. — 7 männliches Geschlechtstier, 8 unreife Samenzelle, 9 deren Reduktionsteilung, 10 reife Samenzelle mit dem x-Element („männchenbegleitendem Chromosom"), 11 reife Samenzelle mit dem y-Element („weibchenbegleitendem Chromosom"), 12, 13 die aus 10 und 11 verwandelten Spermatozoen, 14 Besamung, 15 Kernverschmelzung.
(Aus Correns-Goldschmidt.)

som weibchen„erzeugend", das Y-Chromosom oder sein Fehlen männchen-„erzeugend" zu nennen. Lieber wäre nach dem Vorschlag von de Meijere der Ausdruck „**geschlechtsbegleitende**" Chromosomen zu gebrauchen: denn das X-Chromosom, dessen Mehrbesitz einen Samenfaden weibchenerzeugend macht, war ja bei der Befruchtung aus dem Ei gekommen; sein Fehlen oder seinen Ersatz durch ein schwächeres Y-Chromosom dankt ein männchenerzeugender Samenfaden dem an der Kopulation beteiligt gewesenen väterlichen Samenfaden. In dieser Geschlechtsdisponierung eine Geschlechtsdeterminierung zu sehen, liefe also auf einen ewigen Zirkel hinaus: diese Keimzelle ist weiblich, weil ein Weibchen ihren Kernschleifenvorrat komplettierte; jene männlich, weil ein Männchen an ihrem Manko an Kernstoffen schuld war. Ich sehe im Vorhandensein oder Fehlen, Größe oder Kleinheit bestimmter Kernschleifen nichts

anderes als die am frühesten sichtbar werdenden Geschlechtsmerkmale, — Unterschiede zwischen männlich und weiblich, die sich nicht erst an den fertigen Geschlechtspersonen, sondern bereits an den Keimen, die ihnen zum Ursprung dienen, bemerkbar machen.

Wenn es gestattet ist — und die dafür sprechenden Tatsachen sind entschieden in der Mehrheit —, die das Weibchen begleitende größere Chromatinmenge quantitativ zu nehmen, d. h. wenn es dabei auf die Masse ankommt und nicht auf spezifische Stoffqualitäten, die im X-Chromosom enthalten sind, so stehen die Ergebnisse der Zellforschung im besten Einklang mit denen der experimentellen Geschlechtsbestimmung. Der Kern ist nämlich unter anderem das Assimilationszentrum der Zelle; entkernte Zellen gehen zugrunde, weil sie sich nicht länger ernähren können: und ein chromatinreicher Kern scheint zu besonders energischer Assimilation befähigt zu sein. Der Besitz eines größeren oder der Mehrbesitz eines ganzen Chromosoms verliehe also der Zelle ergiebigeren Stoffwechsel; dieser wird ihr weiterhin den größeren Umfang des Plasmaleibes verschaffen, den wir als Merkmal weiblich disponierter Zellen kennen gelernt haben, und nun steht der Entwicklung eines weiblich ausgeprägten Organismus nichts mehr im Wege. In solch „quantitativer" Auffassung der Geschlechtschromosomen, die dann als „Assimilationschromosomen" auftreten, werden wir bestärkt durch Fälle, in denen es nicht aufs Fehlen oder geringere Größe eines einzelnen Chromosomes ankommt, um ein Männchen zu erzeugen, — sondern wo derselbe Effekt durch Ausbleiben der Befruchtung, also Fehlen des Spermakernes mit seinem ganzen Chromosomensortiment, hervorgerufen wird: das berühmteste Beispiel dieser Art ist die Honigbiene: unbesamte Eier werden stets zu Männchen (Drohnen). Jungfräuliche Entwicklungen, deren Produkt kein Männchen ist, bestätigen nur die Regel: denn hier ist die Reduktionsteilung unterblieben, und schon unbefruchtete Eier enthalten daher den vollen Chromosomenvorrat.

Bleibt in dieser wohlgeschlossenen Kette von Ursachen und Wirkungen nur noch das Anfangsglied zu erklären: wie bewirken die dem Stoffwechsel günstigen Außenumstände im Chromatin der Zelle diejenige Veränderung, die sie in den Stand setzt, gebotene Ernährungsbegünstigungen auch wirklich auszunützen? Hier ist zweifellos der Punkt, wo künftige Forschung noch am meisten zu tun haben wird: eine Vorstellung von den Ereignissen, die sich bei schwankenden Lebensbedingungen im Zellkern abspielen, geben aber bereits die Versuche von R. Hertwig und Schülern, aus überreifen Froscheiern, die nahe an 100 Stunden im Wasser auf Besamung warten müssen, bis 100 % Männchen zu ziehen. Wahrscheinlich gelangen dann die weibchenbegleitenden Chromosomen in die verkümmernden zweiten Richtungskörper oder werden für sich allein abortiert. Nach Boveri und Schleip trifft sicher letzteres beim Fadenwurm Rhabdonema nigrivenosum zu, wenn sich dessen in der Froschlunge schmarotzende Zwittergeneration fortpflanzt; sie erzeugt nämlich eine frei im Schlamm lebende, getrenntgeschlechtliche Gene-

ration, deren Männchen durch Ausstoßen eines Chromosoms aus den Samenzellen ihren reingeschlechtlichen Männchencharakter bekommen.

Botanische Tatsachen über Geschlechtsverschiedenheiten des Chromatingehaltes fehlen beinahe gänzlich; eine, die mit denen des Tierreiches harmoniert, hat Ishikawa beim Gingkobaum gefunden. Es gibt aber botanische Untersuchungen, die beweisen, daß die Vorgänge der Geschlechtsverteilung in beiden Naturreichen der gleichen Gesetzmäßigkeit gehorchen. Am wertvollsten hierfür, außer den schon besprochenen Kreuzungsversuchen von Correns mit Zaunrüben, sind Aussaatversuche von Strasburger am Lebermoos Sphaerocarpus, von Blakeslee am Brunnenmoos Marchantia: ebenso wie aus einer tierischen Samenmutterzelle durch zwei Reifeteilungen vier kopulationsfähige Samenfäden hervorgehen, zwei davon männchen-, zwei weibchenbegleitend; so gehen aus einer Sporenmutterzelle der genannten Moose durch zweimalige Zweiteilung vier keimfähige Sporen hervor, von denen zwei männliche, die anderen zwei weibliche Pflanzen liefern.

e) Geschlechtsverwandlung (sexuelle Metaptosis)

Haeckel versteht unter Geschlechtsumwandlung den stammesgeschichtlichen Übergang vom ursprünglich zwitterigen zum getrenntgeschlechtlichen Zustand (progressive Metaptosis), und von diesem allenfalls noch einmal umgekehrt zu einem nachträglichen Zwittertum (regressive Metaptosis). Er sieht es als Zeichen stattgefundener Umwandlung an, wenn in derselben Tier- oder Pflanzengruppe verhältnismäßig nahe verwandte Formen teils getrenntgeschlechtlich, teils zwitterig sind (z. B. Korallen, Röhrenquallen); und wenn es gar bei einer Spezies beiderlei Exemplare gibt (z. B. Auster), so ist sie soeben noch in sexueller Umwandlung begriffen.

Aus der letzten Feststellung ist schon zu entnehmen, was sich ja bei allen Gestaltwandlungen wiederholt: daß nämlich ein stammesgeschichtlicher, genereller Vorgang sich zuerst individuell an einzelnen Exemplaren ereignet haben muß. Und so dürfte es gestattet sein, Fälle, wo durch außergewöhnliche Lebensumstände oder unter Herrschaft des Experimentes teilweise Geschlechtsübergänge und vollständige Geschlechtsverwandlungen eintreten, in die Metaptosen einzureihen: nicht bloß Übergänge von Getrenntgeschlechtlichkeit zu Zwitterigkeit oder umgekehrt, sondern auch von Männlichkeit zu Weiblichkeit oder umgekehrt; denn eine Abwandlung der letztgenannten Art muß ein Durchgangsstadium haben, wo der Organismus nicht mehr ganz dem einen und erst teilweise dem anderen Geschlecht angehört, also dem Gesamtcharakter nach zwitterig ist.

Naturgemäß knüpft die Geschlechtsumwandlung enge an die Geschlechtsbestimmung an, besonders an die epigame Geschlechtsbestimmung. Die Geschlechtsverwandlung geht aber einen Schritt weiter: dort wird ein potentiell zwitteriger Keimling, bei welchem das eine Geschlecht höchstens in der Neigung, sich zu entwickeln, stärker ist, nach Belieben

vollends in diese oder die andere Richtung gelenkt; hier wird ein fertig ausgeprägtes Geschlechtsindividuum in ein solches entgegengesetzten Geschlechtes umgebaut.

An zwei Wurmarten sind Wandlungen der Sexualität als unerwartete Nebenergebnisse von Regenerationen aufgetreten: Braem beobachtete beim Meereswurm Ophryotrocha, daß während des Ersatzwachstums einiger Schwanzringel der Eierstock eingeschmolzen und an seiner Stelle ein Hoden aufgebaut wurde. Janda und Tirala haben beim Süßwasserwurm Criodrilus die Geschlechtsregion

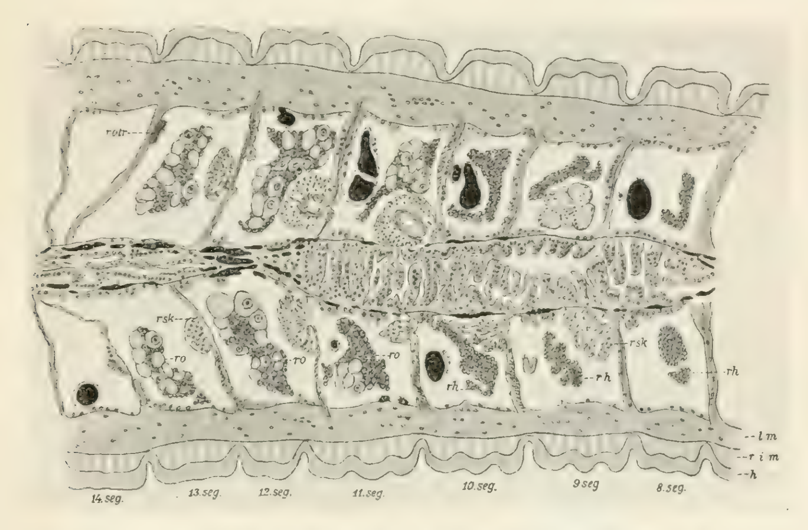


Abb. 50. Horizontalschnitt durch das 8.—14. regenerierte Segment des Süßwasserwurmes Criodrilus: regenerierte Hoden (rh) im 8., 9., 10. Segment; regenerierte Eierstöcke (ro) im 11., 12. und 13. Segment. An der Scheidewand („Dissepiment") zwischen 13. und 14. Segment zwei regenerierte Eierstockstrichter (r.otr); r.sk regenerierte Samenblase. h Haut, rim Ringmuskel-, lm Längsmuskelschicht, tiefschwarz die Querschnitte von Blutgefäßen.
(Nach Janda.)

selbst, und zwar ganz, entfernt; sie sahen sie ohne weiteres nachwachsen (Abb. 50), worauf manche Körperringe, die ursprünglich nur einerlei Art von Geschlechtsorganen besaßen, nunmehr zwitterige erhielten. — Man könnte die im Abschnitt „Geschlechtsbestimmung" besprochenen Pflanzenexperimente von Blaringhem und Klebs, besonders insoferne sie ebenfalls mit Verstümmelungen arbeiten, um den Ernährungsstrom in die Blütenstände zu lenken, ebensogut hierherstellen, desgleichen die von Iltis gefundene parasitäre Kastration beim Mais.

In den weiteren Fällen ist die Umwandlung nicht mit äußeren geschlechtsbestimmenden Mitteln unternommen, sondern durch Beistellung des Organs und Hormons, dessen Anwesenheit nötig ist, wenn man das Individuum einem Geschlecht dezidiert zurechnen soll: wesentlich für



Abb. 51. Meerschweinchen, Feminierungsserie.

Kastrierter Bruder. | Normale Schwester. | Feminierter Bruder. | Normaler Bruder.

(Originalphotos nach den Versuchen von E. Steinach.)



Abb. 52. Meerschweinchen, Maskulierungsserie.

Maskulierte Schwester. — Kastrierte Schwester. — Normale Schwester. — Normaler Bruder.

(Originalphotos nach den Versuchen von E. Steinach.)

Diagnose eines Männchens ist der Besitz des Hodens, für die des Weibchens das Vorhandensein von Eierstöcken. Schon deshalb kann man die gegenwärtig gemeinten Fälle nicht unter die geschlechtsbestimmenden einordnen, weil die Aufgabe der Geschlechtsbestimmung darin besteht, jene wesentlichsten („essentiellen") Geschlechtsorgane selber erst zur Entwicklung zu bringen, während sie hier zwecks Ausprägung des übrigen („akzidentellen") Geschlechtscharakters von vornherein in Wirkung gesetzt werden. Hoden und Eierstock sind nämlich nicht etwa die einzigen Merkmale, worin sich Männchen und Weibchen unterscheiden: sondern nebstdem besitzen sie eine Reihe von Hilfsorganen und sexuellen Abzeichen, die mit der Fortpflanzung nichts Unmittelbares zu tun haben; für den äußeren Geschlechtstypus sind sie aber sehr entscheidend. Eierstock und Hoden entfalten, wie wir wissen, neben ihrer Zeugungsfunktion eine innersekretorische Tätigkeit, welche die übrigen Geschlechtsunterschiede mächtig beeinflußt. Es war daher verlockend, zu prüfen, wie sich die unterscheidenden Kennzeichen verhalten und verändern, wenn man die Keimdrüsen austauscht, — Eierstöcke in Männchen und Hoden in Weibchen überträgt.

Steinach hat dies Experiment an jungen Ratten und Meerschweinchen, Brandes im weiteren Verfolg der Steinachschen Versuche an Damhirschen ausgeführt. Die Versuchstiere werden zuerst kastriert, dann die andersgeschlechtlichen Keimstöcke unter der Haut oder innerhalb des Bauchfelles zum Einheilen gebracht. Als Folge davon werden die Männchen „feminiert" (Abb. 51), die Weibchen „maskuliert" (Abb. 52). Bei der Feminierung verkleinert sich das männliche Begattungsglied zum Kitzler, Größen- und Formverhältnisse des Skelettes wie Gesamtkörpers nehmen den grazileren weiblichen Charakter an, es entwickelt sich die seidig weiche Behaarung, der typische Fettansatz des Weibchens, und beim Meerschweinchen wachsen Brustwarzen, Warzenhof und Brustdrüse zu voller Milchergiebigkeit heran. Solch feminierte Tiere benehmen sich normalen Männchen gegenüber wie Weibchen, Jungen gegenüber als erfolgreich säugende Mütter (Abb. 53). Bei der Maskulierung verwächst die Scheide teilweise, den Ratten vollständig; die Behaarung wird grob, lang, struppig; der mächtige Bullenkopf mit seinem besonders breiten Augenzwischenraum, das überragende Skelett- und gesamte Körperwachstum entsprechen durchaus dem Typus des erwachsenen Männchens. Maskulierte Tiere bekommen männlichen Geschlechtstrieb, unterscheiden das nichtbrünstige vom brünstigen Weibchen, verfolgen letzteres und kämpfen mit Nebenbuhlern. — Damhirschkühe setzten, wie nachher Brandes gezeigt hat, unter dem Einfluß des ihnen eingesetzten Hodens Geweih-„Rosenstöcke" auf.

Möglicherweise ist ein lange bekannter, überraschender Fall von „parasitärer Kastration" als natürliche Feminierung anzusehen: Smith beschrieb männliche Dreieckskrabben, die vom parasitischen Wurzelkrebs (Sacculina) befallen waren; in ihren arg verwüsteten



Feminiertes Männchen.



Demonstration seines Penis.



Dasselbe säugend (ein Junges).



Dasselbe säugend (zwei Junge).

Abb. 53. Meerschweinchen, Säugefunktion des feminierten Männchens.
(Originalphotographien nach den Versuchen von E. Steinach.)

Hoden begannen die Samenkanälchen statt der Samenfäden Eier zu führen, und auch äußerlich nehmen solche Männchen die Gestalt, ja die Triebe des Weibchens an. Sie bekommen das breite Abdomen und die zum Halten der Eier bestimmten Abdominalfüße des Weibchens; dort, wo abgelegte Eier haften sollten, sitzt jedoch der Parasit, und er ist es, der an Stelle der Eierlast von den weibchengewordenen Männchen beschützt und verteidigt wird. Der sackförmige Körper des Wurzelkrebses ist fast ganz von seinem ungeheuren Eierstock erfüllt; und Biedl meint, daß dieser auf den Körper der Krabbe innersekretorisch wirke, gleichsam als ob es sich um einen transplantierten Eierstock handle. Ich selbst habe mich gegen Biedls geistreiche Auslegung gesträubt; jetzt aber, nach Vollendung der wunderbaren Versuche von Steinach, sowie nach den Fütterungsresultaten mit Säugetierdrüsen an Froschlarven (S. 168) kann ich nur wünschen, daß möglichst bald die experimentelle Kontrolle jenes Naturversuches einsetzen möge. Daß nämlich die Wirtskrabbe und ihr Schmarotzer zu sehr verschiedenen Gruppen der Krebstiere gehören, die stammesgeschichtlich weit auseinanderliegen, wäre für das Ansprechen des einen Organismus für Hormone des anderen kein Hindernis: sahen wir doch eben auch, daß innersekretorische Drüsen von Säugetieren, an Kaulquappen verfüttert, dort Wirkungen hervorbringen, die — dem Prinzip nach — denen im Säugetierkörper vollkommen entsprechen.

Noch etwas lehren die Versuche über Geschlechtsumwandlung: man findet Individuen, bei denen normal aussehende Geschlechtsdrüsen in allen Kombinationen mit sonstigen Geschlechtsmerkmalen des eigenen wie des entgegengesetzten Geschlechtes verbunden sind. Im extremen Fall Männchen, deren äußeres Gepräge sie mit Weibchen zu verwechseln erlaubt (Weibmänner, „Feminagines"); oder Weibchen, die außer ihren Eierstöcken fast nur männliche Merkmale besitzen (Mannweiber, „Viragines"). Im Gegensatz zum Reinzwittertum (Hermaphrodismus verus), wo Hoden und Eierstöcke im selben Körper nebeneinander oder zur einheitlichen Zwitterdrüse („Ovotestis") gemischt auftreten, besitzt das Scheinzwittertum (Herm. secundarius) nur einerlei Geschlechtsdrüsen, aber beiderlei Geschlechtsmerkmale oder sogar nur solche des entgegengesetzten Geschlechtes. — Daß sogar dies letzte Vorkommnis möglich ist, konnte vor Durchführung entsprechender Experimente nicht besser gedeutet werden als durch die Annahme, die Hormone von Eierstock und Hoden seien identisch und brächten daher gleiche Wirkung hervor; könnten also männliche Attribute ebenso zur Entfaltung bringen wie weibliche. Sogar ein Versuch schien dieser ehemals plausiblen Ansicht, der ich selbst geneigt war, günstig zu sein: Meisenheimer brachte kastrierten Froschmännchen Eierstockssubstanz in die Lymphräume des Rückens, worauf sich die Daumenschwielen — ein Brunftabzeichen des Männchens — nur wenig schwächer entwickelten, als wenn dem Stoffwechsel in gleicher Weise Hodensubstanz zugeführt worden wäre. Da jedoch von anderer Seite (Halban, Steinach, Smith) mehrfach festgestellt

wurde, daß die Begattungsschwielen bis zu einem gewissen Grade von den Geschlechtsdrüsen unabhängig sind und auch bei Kastraten eine merkliche jahresperiodische Evolution und Involution mitmachen, so darf der Frosch nicht mehr als geeignetes Objekt zur Entscheidung der Frage gelten.

Es ist Halbans bleibendes Verdienst, das Scheinzwittertum (einschließlich des rein psychischen, der „Homosexualität") als bloß gradweise verschieden vom echten Zwittertum nachgewiesen zu haben. Da aber heute durch Steinach feststeht, daß die Keimdrüsen nur die ihnen zuständigen Merkmale fördern, die fremden dagegen hemmen, — so müssen die unechten Zwitter einer anderen Erklärung zugänglich sein. Wir finden sie in der wiederholt betonten potentiell zwitterigen Anlage des Keimes: entwickelt er sich zum getrenntgeschlechtlichen Individuum, so bleiben kümmerliche Reste der andersgeschlechtlichen Anlage trotzdem dauernd in ihm erhalten. Diese mußte verkümmern, weil die stärkere Entwicklungstendenz der zu voller Ausprägung gelangten Anlage — dank den äußeren und inneren geschlechtsbestimmenden Faktoren — beizeiten die Oberhand gewann; wird aber die letztere, siegreiche Anlage zu einem späteren Termin geschwächt, so könnte die ehemals unterlegene Anlage nachträglich erstarken und innere Sekrete entsenden, deren Wirkung in Form zwitteriger Merkmale zum Ausdruck käme. Hier liegt wiederum noch ein weites und schwieriges Feld experimenteller Bearbeitung offen; was uns an sonstigen Erfahrungen vorliegt, bestätigt unsere Vermutung. Zu diesen Erfahrungen gehören in erster Linie die Unterschiede im Verhalten von Tieren und Menschen, denen ihre Geschlechtsdrüsen auf operativem Wege zerstört wurden, und solchen, die sie durch Alter oder Krankheit verloren. Dort tritt der (im folgenden Abschnitt zu beschreibende) „Kastratenhabitus" auf, der keineswegs aus Merkmalen entgegengesetzten Geschlechtes besteht: hier aber findet häufig echte Geschlechtsverwandlung statt. Alte oder eierstockskranke Hennen werden hahnenfiedrig, Enten erpelfiedrig, Hirsch- und Rehkühe setzen Geweihe auf („Gynandrismus"); das entsprechend Umgekehrte, Hennenfiedrigkeit usw., findet sich beim alten oder hodenkranken Männchen („Androgynismus"). Der scheinbare Widerspruch löst sich in befriedigender Weise, wenn wir mit Biedl annehmen, daß die operative Kastration mit der eigenen auch die schwer auffindbaren Rudimente der fremden Geschlechtsanlage entfernt, soweit sie für Hormonbildung in Betracht kommen; die senile und degenerative Kastration dagegen läßt diese letztere durch Zugrundegehen der ersteren manchmal (eben in Fällen von Hahnen- bzw. Hennenfiedrigkeit usw.) zu vermehrter innersekretorischer Tätigkeit gelangen.

f) Sekundäre Geschlechtsorgane (Differentiae genitales et extragenitales)

Die Tatsachen der Geschlechtsverwandlung haben uns über das Wesen derjenigen Organe, die Männchen und Weibchen außer ihren

Keimdrüsen unterscheiden, manchen Aufschluß gebracht, vermochten aber noch nichts über deren e r s t m a l i g e E n t s t e h u n g auszusagen.

Im Reiche der Urwesen bedeuten Kopulationszelle und Geschlechtsindividuum, da dieses nur aus der einen Zelle besteht, dasselbe; auch bei den vielzelligen Wesen ist es zwar für das Geschlecht des Individuums entscheidend, ob sein Keimlager Mikro- oder Makrogameten hervorbringt, — aber gerade deshalb konnte es für die übrigen Gewebe nicht gleichgültig bleiben, ob aus jener Region unruhige, plasmabedürftige und kurzlebige Samenzellen oder träge, plasmareiche, langlebige Eizellen ihren Ursprung nehmen. Die Erfordernisse der verschiedenen, von den Gameten zu leistenden Arbeiten und damit die Arbeitsteilung selbst mußten allmählich auf ihren Träger und Besitzer übergehen; wir finden daher beim Männchen das raschlebige Suchen, Werben, Haschen und Vergewaltigen, die Entfaltung der höchsten vitalen Energie, die extremst fortschrittliche Tendenz in Keimes- und Stammesentwicklung; wir finden beim Weibchen das geruhige Erwarten, das konservative Stehenbleiben, die satte Ausdauer, zähe Geduld, nimmermüde Widerstands- und hierdurch arterhaltende Kraft. Es ist ja so begreiflich, daß eine Keimzelle, der eine bestimmte Geschlechtstendenz innewohnt, alle Körperzellen, die aus ihr hervorgehen, deren Ahn sie ist, geschlechtlich abstempelt. So sehen wir denn schrittweise immer größere, zuerst Tätigkeits-, dann Gestaltsveränderungen der Männchen und Weibchen sich bemächtigen. Zuerst ist es nur das die Keimzellen absondernde, drüsige Organ selbst, das sich hier zum Eierstock, dort zum Hoden wandelt („p r i m ä r e s G e s c h l e c h t s o r g a n"); dann sind es auch bereits die Ausführungsgänge, die Eileiter und Samenleiter, die nicht mehr gleichen Verlauf und Umfang bewahren, — um so weniger, wenn röhrige Organe, die ursprünglich zu anderen Zwecken dienten, beispielsweise der Harnentleerung, erst nachträglich, und zwar nur von einem Geschlecht, in den Dienst der Keimstoffableitung gestellt werden. Des weiteren müssen sich die Mündungen der Geschlechtsgänge umgestalten, — es treten die äußeren Begattungs-, Reiz- und Brutpflegeapparate auf, zusamt den Leitungswegen als geschlechtliche Hilfsorgane („s u b s i d i ä r e G e n i t a l i e n") bezeichnet. Aber auch an derjenigen Stelle, wo die im Innern produzierten Geschlechtsstoffe an die äußere Körperfläche gelangen und wo nunmehr auch die Geschlechtsverschiedenheiten angelangt sind, bleiben die Differenzierungen nicht stehen, sondern verbreiten sich bis zu verschiedensten, teils äußeren, teils inneren Punkten des übrigen Körpers. So bilden sich außen Geweihe, Kämme, Schillerfarben, Duftorgane usw. des Männchens; innen besondere Drüsen, Eigentümlichkeiten des Knochenbaues, des Kehlkopfes mit Folgeerscheinungen für die Stimme (Gesang der männlichen Singvögel, Zikaden, Frösche, tiefe Stimme des menschlichen Mannes), des Nervensystems und Gehirnes mit Folgeerscheinungen für die Seele (Mut, Rauflust der männlichen Tiere). Das Weibchen geht beim Erwerb von Sexualattributen vielfach leer aus; seine Kennzeichen bestehen eher in Abwesenheit aller auf-

fälligen Merkmale, einfachen, oft mit der Umgebung übereinstimmenden Farben, die wirksamen Schutz z. B. bei der für feindliche Überfälle günstigen Eiablage und beim Brüten gewähren. Doch gibt es Ausnahmen: bei den Odinshühnern, beim schwarzkehligen Laufhühnchen Madagaskars ist es das Weibchen, das in seinem Äußern und Benehmen die sonstige Rolle des Männchens übernommen hat. Vielleicht ist der Mensch im Begriffe, sich jenen Ausnahmen zuzugesellen: und das muß, nebenbei bemerkt, der Standpunkt des entwicklungshistorisch Denkenden gegenüber der Frauenbewegung sein. — Die Gesamtheit derjenigen Geschlechtsunterschiede, die bei der Fortpflanzung nicht direkt mitarbeiten, werden sekundäre Merkmale („extragenitale Organe") genannt.

Wenn man nun also wohl begreift, warum sekundäre Geschlechtsorgane entstehen mußten, ist mit dem bisher Gesagten noch nicht einzusehen, wie sie entstanden. Größtes Ansehen behauptete lange Darwins Erklärungsversuch durch geschlechtliche Zuchtwahl, die aber nicht gelten kann, weil sie irrtümlich eine Mehrheit von Männchen (kämpfenden Nebenbuhlern) und eine seitens des Weibchens geübte Wahl voraussetzt, endlich weil Zuchtwahl (S. 322) überhaupt unfähig ist, Positives zu schaffen. Ferner sollte die im Vergleich zum Weibchen haushälterische Verwendung der männlichen Geschlechtsprodukte die Ursache sein, weshalb der Überschuß für andere Zwecke, für Bärte, Prachtkleider, bunte Lappen aller Art Verwendung finden konnte. Damit steht im Widerspruch, daß gerade die in Vielweiberei lebenden, stärkst beanspruchten Männchen sich durch üppigste Entfaltung äußerer Geschlechtsmerkmale auszeichnen. Schließlich wurde behauptet, daß die sekundären Geschlechtsorgane von den Geschlechtsdrüsen durch nervöse Anreize oder chemisch wirksame Abscheidungen direkt geschaffen werden.

Diese Vermutung war es, die dem Experiment zuerst den Weg wies. Vor allem geschah die Ausschaltung der Keimdrüse durch Kastration. Ihre Folgen betreffen aber nicht etwa nur die Geschlechtscharaktere, sondern den ganzen Organismus: Knochenbau, Haut und Muskulatur, Blutbeschaffenheit, der gesamte Stoffwechsel erleiden Veränderungen, meist im Sinne ihres abnehmenden Wertes. Und die eigentlichen Geschlechtsmerkmale verschwinden erstens nicht, zweitens können sie bei noch so zeitiger Operation an ihrer Entfaltung bis zu einem gewissen, abgeschwächten Grade nicht gehindert werden, drittens verändern sie sich nicht geradezu in der Richtung auf das entgegengesetzte Geschlecht hin. Wohl werden Weibchen und Männchen durch Kastration einander ähnlicher, aber das besteht nie in Konvergenz auf kürzestem Wege; sondern es wird eine Form erreicht, die weder dem Männchen noch dem Weibchen gleicht, gewissermaßen ein „drittes Geschlecht", besser, eine „ungeschlechtliche Sondergestalt" der Art (Abb. 54, auch 51, 52). So wird der vor seiner Geschlechtsreife („präpuberal") kastrierte Mann nur dadurch weibähnlich, daß viele Organe auf kindlicher Stufe stehen bleiben (z. B. der Kehlkopf, was mit hoher

Stimme verbunden); andere Kastrationsfolgen, wie vermehrter Fettansatz, gesteigertes Längenwachstum bei Dünnheit und Weichheit der Knochen, Verkleinerung des Groß- und Kleinhirnes, Vergrößerung des Hirnanhanges, Verteilung der Haare, erstrecken sich in gleicher Weise auf Mann und Weib. Man fand auch Geschlechtsmerkmale, die sich durch Kastration und andere Maßnahmen fast oder gar nicht beeinflußbar zeigten: so den Augenbrauenwulst des Mannes, Widerrist des Hengstes, beinahe alle gestaltlichen und funktionellen Sexualattribute der Insekten; doch sind diese „konkordanten" Geschlechtscharaktere von den echt „sekundären" wohl nur dem Grade nach verschieden, indem

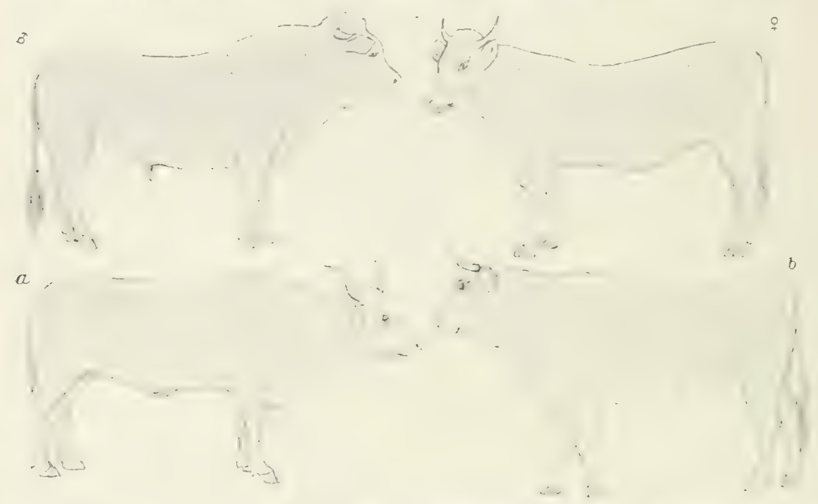


Abb. 54. Hausrind, ♂ Stier, ♀ Kuh, a Schnitzkalbin (weiblicher Kastrat), b Ochse (männlicher Kastrat).
(Nach Tandler und Keller aus Przibram, Experimentalzoologie V.)

sie sich allmählich vom Einfluß des primären Organes befreiten oder noch nicht unter seine Herrschaft gelangten.

Weiter ersetzte man den ausgeschalteten Einfluß der Keimdrüsen durch deren Transplantation an richtige oder fremde Stelle mit allen Variationen, deren diese Methode (S. 139) fähig ist. Im Prinzip ist es gleichgültig, welche davon angewendet wird: wofern die in den Körper zurückgebrachten Geschlechtsstoffe rechtzeitig angewendet werden, heben sie die Kastrationsfolgen auf und beweisen zugleich, daß die anregende Wirkung der Keimdrüse auf das Wachstum gewisser Teile nicht durch nervöse Reize erfolgt, sondern auf dem chemischen Wege der inneren Sekretion. Nicht alle Gewebe verpflanzter Keimdrüsen bleiben erhalten: die Ei- und Samenröhrchen gehen in der Regel bald zugrunde, und nur die Leydigschen Zwischenzellen, die „interstitielle Substanz" des Eierstockes und Hodens, wuchern weiter; da schon früher gezeigt worden war, daß wahlweise Zerstörung des eigentlichen, gene-

rativen Gewebes durch Röntgenstrahlen, wobei letzteres allerdings nur vorübergehend vernichtet wird, den Kastratenhabitus nicht herbeiführt, sondern Triebe und Merkmale der vollen Geschlechtlichkeit erhalten bleiben, so muß gefolgert werden, daß ausschließlich oder hauptsächlich das Zwischengewebe an der Reifung und vollen Ausprägung der übrigen Geschlechtsunterschiede beteiligt ist. Da ferner in den Versuchen von Steinach durch Hodenverpflanzung ins kindliche Tier Reindarstellung des Zwischengewebes stattfand, und Zwischengewebe allein sämtliche körperlichen und seelischen Erscheinungen der Geschlechtsreife (Pubertät) hervorzubringen vermochte, so nannte Steinach diesen von ihm durch Pfropfung isolierten Gewebsanteil des Keimstockes „Pubertätsdrüse". Zur endgültigen Entscheidung bleibt noch eine Methode zu ersinnen, mit deren Hilfe man umgekehrt elektive Zerstörung des Zwischengewebes bei Erhaltenbleiben des Eier und Samen erzeugenden Gewebes vornehmen kann.

Obwohl, wie gesagt, die Protektion des Wachstums von Geschlechtsorganen auf chemischem Wege erfolgt, ist ein nervöser Regulator zwischen „Ursprungsorgan" (Keimdrüse) und „Erfolgsorgan" (Sexualattribut) doch eingeschaltet: das Gehirn. Ähnliche Effekte wie durch Injektion von Geschlechtssubstanz erzielte Steinach nämlich auch durch Injektion von Gehirnsubstanz brünftiger Tiere, während sämtliche anderen Organextrakte jederzeit versagen. Man stelle sich demnach vor, daß die Absonderungen der Keimstöcke, die ja zweifellos zunächst direkt auf das Wachstum der Geschlechtsmerkmale Einfluß nehmen können, außerdem noch unmittelbar gewisse Stellen des Gehirnes empfindlich machen (sensibilisieren, „erotisieren"); bestimmte von dort ausstrahlende („vasomotorische") Nerven erweitern darauf vermutlich manche Blutgefäße, verengern andere, so daß manche Körperteile stärker, andere schwächer vom ernährenden Blutstrom versorgt werden; erstere zeigen dann beschleunigtes Wachstum, — und wenn dies periodisch verläuft, werden sie zu Brunftmerkmalen.

Noch mehr Anhaltspunkte, wenn wir beständig das genetische Moment der Anfangsentstehung von Grund auf im Auge behalten, gewährt uns die planmäßige Züchtung mit Geschlechtscharakteren. Sie verschafft uns die Einsicht, daß die Geschlechtsmerkmale des Weibchens auch vom Männchen vererbt werden, und umgekehrt. Jedes Geschlecht befindet sich im Besitze nicht nur seiner eigenen, sondern auch der Erbeigenschaften des anderen Geschlechts, was ja mit unserer Annahme von der bisexuellen Anlage des Keimes aufs beste übereinstimmt. Einen Fall, der es beweist, kennen wir schon: die Zucht des auf weißem Grunde schwarz und gelb gezeichneten Stachelbeerspanners und seiner nur gelb gestrichelten milchfarbenen Abart (S. 190; Taf. IV, Fig. 1a u. b); er sei nunmehr durch zwei andere Fälle, die einander wechselseitig ergänzen, vervollständigt. Der Spanner Nyssia pomonaria besitzt im weiblichen Geschlecht ganz verkümmerte Flügel, der Spanner Biston hirtarius ist in beiden Geschlechtern vollgeflügelt; die weiblichen

Bastarde aber tragen halblange Flügel! —: hier ist also ein schroffer Geschlechtsunterschied teilweise verwischt worden (Abb. 55). Umgekehrt wird ein indifferentes Rassenmerkmal zum Geschlechtsmerkmal, wenn man die in beiden Geschlechtern gehörnten Dorsetschafe mit den in beiden Geschlechtern hornlosen Suffolkschafen kreuzt: in der Kindergeneration besitzen alle männlichen Lämmer Hörner, alle weiblichen keine Hörner. In der Enkelgeneration erscheinen sämtliche Kombinationen aus Hörnertragen und Geschlecht, indem auf etwa drei gehörnte Männchen ein ungehörntes, auf drei ungehörnte Weibchen ein gehörntes kommt. Viele andere Beispiele zeigen, daß dieser Vorgang als ein sehr allgemeiner aufzufassen ist: so scheint das Renntier, wo beide Geschlechter ein Geweih tragen, stammesgeschichtlich älter zu sein als andere Hirsche, wo nur der Bock es trägt, das Weibchen nur unter der Haut versteckt bleibende Geweihanlagen ausbildet; dementsprechend hat auch nach Tandler die Kastration beim Ren auf Wachstum und Wechsel des Geweihes

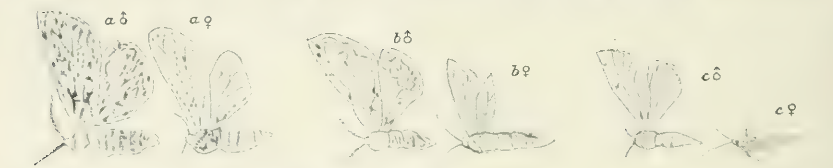


Abb. 55. Kreuzung zwischen dem Spanner Biston hirtarius (a) und dem Spanner Nyssia pomonaria (c). b Bastard: ♂ Männchen, ♀ Weibchen.
(Aus Przibram, Experimentalzoologie III.)

keinen nennenswerten Einfluß („konkordantes" Geschlechtsmerkmal!), wogegen diese Prozesse bei Hirsch und Reh durch Entfernung der Hoden für immer unterdrückt werden („sekundäres" Geschlechtsmerkmal!).

Brauchbare Auskünfte über Entstehung der Geschlechtsmerkmale liefert uns schließlich deren Beeinflussung durch äußere Lebensbedingungen. Die Vogelliebhaber wissen, daß der männliche Kreuzschnabel und andere Singvogelmännchen im Käfig nach der ersten Mauser das einfache Kleid des Weibchens annehmen: das rote Prachtgefieder läßt sich nur in Freilandvolieren und Winterkälte erhalten. Könnte hier fettige Degeneration der Hoden, also eine Art von Kastration, ebenso wie in analogen Versuchen von Standfuß, Frings und Kosminsky an Schmetterlingen Hitze- bzw. Kältekastration, vorliegen, so ist dies in folgendem von mir ermittelten Fall nicht möglich: die Mauereidechse tritt im Freien in Form rot- und weißbauchiger Männchen, aber nur weißbauchiger Weibchen auf. Temperaturerhöhung bringt jedoch auch rotbauchige Weibchen hervor. Selbst bei Kreuzung dieser mit weißbauchigen Männchen befinden sich unter den ohne Temperaturerhöhung aufgezogenen Nachkommen wiederum rotbauchige Weibchen. Es ist hier innerhalb der Eidechsenweibchen eine Zwiegestalt (ein Dimorphismus) hervorgerufen worden, und zwar ist ein Teil der Weibchen, da man durch Wärme ihren Stoffwechsel beschleunigte und er-

höhte, dem bunter gefärbten Männchen nachgeraten. Es gibt indische und afrikanische Tagfalter (Taf. IV, Fig. 4b—d) mit Vielgestaltigkeit („Polymorphismus") des Weibchens, die sicherlich ebenso durch etappenweises Nachhinken des Weibchens, dessen Formen sich durch größere oder geringere Männchenähnlichkeit voneinander unterscheiden, zu erklären ist.

Die Geschlechtsmerkmale verhalten sich nach alledem wie Rassen-, Art- oder Gruppenmerkmale: sie vererben sich nach denselben Regeln, sind ganz ebenso äußeren, erblich fortwirkenden Einflüssen zugänglich. Mit Hilfe von Vererbung und künstlicher Veränderung können wir sowohl Merkmale, die bei den Stammformen geschlechtlich indifferent waren, auf Männchen und Weibchen ungleich verteilen, als auch Merkmale, die bereits geschlechtlich unterschieden waren, wieder beiden Geschlechtern zukommen lassen. Noch heute ist überall das Männchen im Besitze des Erbschatzes weiblicher Merkmale und umgekehrt. Nehmen wir die durch Kastrations-, Transplantations- und Injektionsversuche offenbar gewordenen Verschiedenheiten des Stoffwechsels hinzu, so gelangen wir zu folgendem Schlußergebnis: die Geschlechtsunterschiede (die sekundären sowohl wie letzten Endes sogar die primären) sind ehemals gemeinschaftliche Art- und Rassenmerkmale gewesen, die unter abweichenden Stoffwechselbedingungen verschieden gedeihen, in einem Geschlecht (meist dem männlichen) an Ausbildung gewinnen, im anderen (meist dem weiblichen) stehenbleiben oder zurückgehen mußten.

Wir waren nur in der Lage, diese weittragenden Gesetzmäßigkeiten mit Beweisen zu belegen, die fast ausschließlich dem Tierreich entnommen wurden. Dies rührt zum Teil daher, daß im Pflanzenreich die Zwitterigkeit über Getrenntgeschlechtlichkeit die Majorität behauptet; zum anderen Teil daher, daß einmal das Vorhandensein von Geschlechtsunterschieden bei getrenntgeschlechtlichen Arten (z. B. heterospore Farne, zweihäusige Blütenpflanzen) erst jetzt anfängt, die ihm gebührende Beachtung zu finden (Goebel); und daß ferner das Studium innersekretorischer Vorgänge im Pflanzenreich bisher gänzlich vernachlässigt wurde, wohl auch noch schwieriger einwandfrei zu handhaben ist als im Tierreich. So sind z. B. Kastrationsversuche (an Tragopogon, Hiëracium und anderen Cichorieën) ohne Untersuchung etwaiger sekundär-sexueller Folgen nur zu dem Zwecke ausgeführt worden, um Bastardierung auszuschließen. Immerhin beweisen aber Vererbungsversuche, wie die schon erwähnten von Correns an Zaunrüben, ebenfalls von Correns am Spitzwegerich, von Shull an Lichtnelken u. a., daß die Herleitung der Sexualcharaktere von ehedem gemeinschaftlichen Rassen- oder Art- (sog. „Systemmerkmalen") für die Pflanzen genau ebenso zutrifft wie für die Tiere.

5. Befruchtung (Fekundation)

Den Gang der Dinge beim Entstehen von Gegensätzen, die sich zuerst auf die zur Verschmelzung bestimmten Zellen beschränken, dann auch auf den übrigen Körper ihrer Träger erstrecken, — diesen Ent-

wicklungs- und Trennungsvorgang haben wir zu Ende verfolgt. Wir müssen jetzt zusehen, wie sein Ergebnis ausgenützt wird: wie die getrennten, unterschiedlichen Elemente ihre Bestimmung erfüllen und zusammenkommen. Wir betrachten zunächst rein beschreibend einige Typen von Befruchtungen, die gewöhnlichsten Arten der Kopulation ganzer Geschlechts*zellen*. Zum Überblick der Vorgänge, die sich dabei in den Geschlechts*kernen* abspielen, und daher zum tieferen Einblick in Zweck und Wesen des Befruchtungsprozesses ist Einsichtnahme in Kernwanderung (S. 175) und Reduktionsteilung (S. 193), sowie in die erblichen Spaltungsprozesse (S. 253) unerläßlich, während über den Mechanismus des durch Befruchtung gegebenen Entwicklungsimpulses der nächstfolgende Abschnitt („Parthenogenese", S. 222) unterrichten soll.

Bei vielen Algen, den Moosen (Taf. I, Fig. 4c) und Farnen (Taf. I, Fig. 5i), sowie den niedersten Blütenpflanzen (Gingkos, Zykaspalmen) gibt es wie bei den Tieren selbstbewegliche männliche Keime, die deshalb hier wie dort mit gleichem Namen „*Spermatozoiden*" genannt werden. Die einfach oder doppelt geschwänzten, extra bewimperten, meist schraubenförmig gedrehten Spermatozoiden, sowie die großen, unbeweglichen *Eizellen* der genannten Sporenpflanzen werden in besonderen Behältnissen, jene in „*Antheridien*" (Taf. I, Fig. 4c, 5i), diese entweder in einzelligen *Oogonien* (Algen) oder mehrzelligen *Archegonien* (Moose, Farne — Taf. I, Fig. 4e, 5h) gebildet und vorläufig aufbewahrt. Jedes Antheridium beherbergt eine Menge Spermatozoen, während jedes Archegonium nur eine einzige, Oogonium eine oder wenige Eizellen enthält. — Die Spermatozoen schwärmen aus und schwimmen im Wasser zur Eizelle hin, was bei Landpflanzen nur bei Bedeckung mit Tau- oder Regentropfen geschehen kann. Die Eizellen verlassen entweder gleichfalls ihre Hülle (Fucus) oder sie warten darin, bis Spermatozoen eindringen. Dies geschieht mittels Durchbrechung der Oogoniumwand (Volvox), die eine hierzu vorbereitete farblose Stelle, den „Empfängnisfleck" (Sphaeroplea) oder einen Empfängnisschlitz besitzen kann (Oedogonium); die Archegonien sind flaschenförmig, und der Flaschenhals dient als Zugangskanal für die Spermatozoen.

Bei manchen Pilzen, sowie allen Blütenpflanzen (außer den vorhin als Ausnahme bezeichneten Zykas- und Gingkogewächsen), sind aber die männlichen Keimzellen unbeweglich und gelangen durch Auskeimen von Schläuchen, also durch Wachstum statt Bewegung, zu den Eizellen. Wir müssen uns auf knappe Beschreibung der Befruchtung beschränken, wie sie bei bedecktsamigen Pflanzen verläuft, das sind solche, bei denen die *Fruchtblätter* zu einem die Samenknospen umschließenden Hohlkörper, dem *Stempel*, verwachsen (Abb. 56). In jeder Samenknospe entsteht eine sehr große Zelle, der *Embryosack* (Makrospore); ihr Kern („*primärer Embryosackkern*") teilt sich dreimal, so daß dann acht Kerne vorhanden sind, von denen sich drei nach oben („*Eiapparat*"), drei nach unten („*Antipoden*") und zwei in die Mitte begeben, und hier verschmelzen („*sekundärer Embryosackkern*").

Die Kerne am Scheitel und Grund des Embryosackes umgeben sich mit Plasma aus der Mutterzelle und sind damit selbständige, wenn auch meist membranlose Zellen geworden. Die mittlere und etwas tieferstehende von den drei nackten Zellen des Eiapparates übertrifft die beiden anderen („Synergiden") an Größe und ist die alleinige, zur Keimlingsbildung ausersehene Eizelle im ganzen Embryosack. Dies ist das Stadium der Samenknospe, in welchem sie für den Empfang des Pollenschlauches bereit ist.

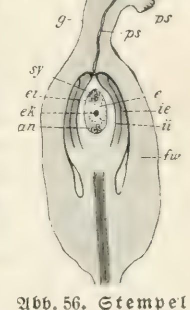


Abb. 56. Stempel eines Knöterichs während der Befruchtung:
n Narbe, p Pollenkörner, ps Pollenschlauch, g Griffel, fw Fruchtknotenwand, ie äußere, ii innere Decke der Samenknospe, e Embryosack, ei Eizelle, sy Synergiden, ek Embryosackkern, an Antipoden.
(Nach Straßburger aus Josts Pflanzenphysiologie.)

Die Pollenkörner (Mikrosporen) entstehen in den Staubbeuteln der Staubgefäße und enthalten zwei Zellen von ungleicher Größe. Die kleinere, „animale" (generative) Zelle teilt sich nochmals und liefert zwei Spermatozoen; die größere, „vegetative" Zelle liefert den Pollenschlauch, welcher auskeimt, nachdem das Pollenkorn auf die Narbe — als Empfängnisstelle eingerichtete, höchste Fläche des Stempels — gefallen ist. Der Pollenschlauch trägt nun auf seinem Wege zur Samenknospe die beiden Spermatozoen mit sich: er wächst durch den (bisweilen fehlenden) Griffel in den Fruchtknoten hinab und durch den Knospenmund (Mikropyle) in die Samenknospe hinein, durchbricht die Membran des Embryosackes und läßt die beiden Spermatozoen in diesen übertreten. Eins davon verschmilzt mit der Eizelle, aus der daraufhin durch einen ganz ähnlich wie am tierischen Ei verlaufenden Furchungsprozeß (S. 144) der Pflanzenembryo hervorgeht; das andere Spermatozoon verschmilzt mit dem sekundären Embryosackkern, woraus das vielzellige Nährgewebe („Endosperm") entsteht. — Die Beziehungen zwischen Pollen und Samenanlage sind also die einer doppelten Befruchtung: die Befruchtung der Eizelle veranlaßt die Entstehung der jungen Pflanze; die Befruchtung des Endospermkernes läßt gleichfalls einen Embryo wachsen, der jedoch „abortiv" wird und dem bevorzugten Embryo als Reservesubstanz dient, die er später aufzehrt. — Die Synergiden und Antipoden haben weiter keine Aufgabe zu erfüllen und zerfallen; ihre Rolle ist übrigens im ganzen noch unklar: die Synergiden scheinen zuweilen bei Zugrundegehen der Eizelle diese ersetzen, die Antipoden als Vermittler des Nahrungszustromes für die Eizelle dienen zu können.

Im Vergleiche zu diesem komplizierten Befruchtungsvorgang höherer Pflanzen, von dem wir nur die einfachsten Elemente herausgeschält haben, ist die „Besamung" der Tiere viel einfacher. In geradezu idealer Weise gestatten beispielsweise die durchsichtigen Eier eines Seeigels die Beobachtung des ganzen Prozesses (Abb. 57): der weibliche Seeigel (S. 224, Abb. 62) stößt Eier, der männliche stößt Spermatozoen massenhaft ins freie Meerwasser hinaus, wo es dem Zufall überlassen

bleibt, ob Eier oder Spermien einander je begegnen. Die Spermien (vgl. auch S. 37, Abb. 5, Detail 6) tragen eine lange Geißel („Schwanz"), durch deren Besitz sie außerordentlich einem Flagellaten ähneln, wo ja

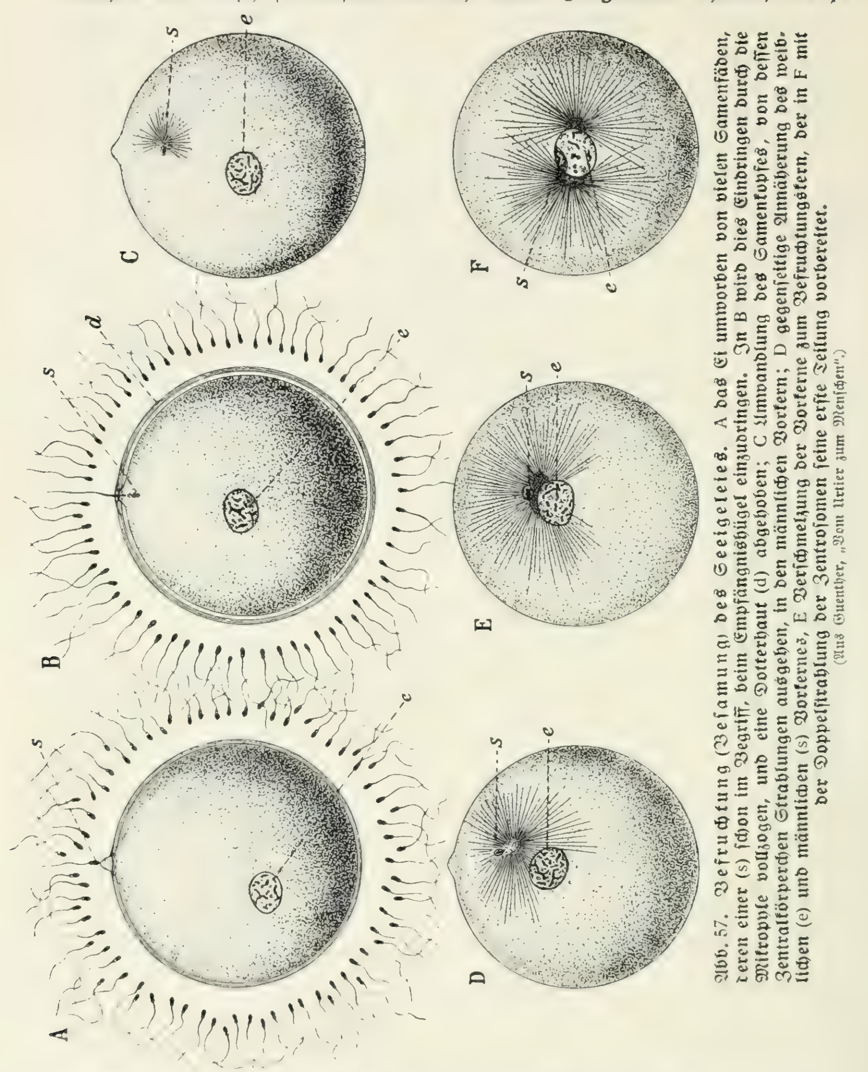


Abb. 57. Befruchtung (Besamung) des Seeigeleies. A das Ei umworben von vielen Samenfäden, deren einer (s) schon im Begriff, beim Empfängnishügel einzudringen. In B wird dies Eindringen durch die Mikropyle vollzogen, und eine Dotterhaut (d) abgehoben; C Umwandlung des Samenkopfes, von dessen Zentralkörperchen Strahlungen ausgehen, in den männlichen Vorkern; D gegenseitige Annäherung des weiblichen (e) und männlichen (s) Vorkernes, E Verschmelzung der Vorkerne zum Befruchtungskern, der in F mit der Doppelstrahlung der Zentrosomen seine erste Teilung vorbereitet.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

die Trennung der Geschlechtszellen am frühesten nachweisbar ward; die Geißel repräsentiert schon fast den ganzen Zelleib des Spermiums, — nur eine dünnste Plasmaschicht überzieht, von ihr ausgehend, noch den Kern, der seiner Größe und Lage nach als „Kopf" des einem selbständigen kleinen Tier gleichenden Keimchens imponiert. Zwischen ihm

und dem „Schwanz“ liegt als „Rumpf“ oder Mittelstück des Samentierchens, gleichfalls von zartester Plasmaschicht umgeben, das Zentrosoma dieser Zelle. — Die Spermien werden mit Hilfe rudernder Schläge ihrer Geißel in Flüssigkeiten rasch vorwärts getrieben und umschwärmen die ruhig daliegende Eizelle, der sie ihren „Kopf“ zuwenden. Endlich glückt es einem, sich einzubohren, für welchen Zweck die Gestalt des Kopfes oft außerordentlich geeignet ist; aber der Schwanz fällt ab und bleibt außen: nur der Kopf samt Mittelstück ist wirklich hineingelangt, also nur Kern und Zentralkörperchen mit verschwindender Plasmamenge, — abermals sieht man, wie schon bei der Konjugation der Infusorien, daß es der Befruchtung und Fortpflanzung wesentlich nur auf den Zellkern ankommen kann. Zunächst ist der Spermakern viel kleiner als der Eikern; im Ei aber beginnt er zu quellen, bis er — zur Größe des Eikernes herangewachsen — von diesem kaum noch zu unterscheiden ist. Die beiden „Vorkerne“ rücken aneinander, platten sich ab und verschmelzen zum einheitlichen „Kopulationskern“ der nunmehr befruchteten Stammzelle eines neuen Organismus.

Als erstes, äußeres Anzeichen für vollzogene Befruchtung beobachtet man, daß sich an der Oberfläche des Eies ein dünnes Häutchen abhebt: die Befruchtungs- oder Dottermembran. In dem Augenblick, als dies geschehen, kann kein zweites Spermium mehr ins Ei dringen; die Membran umgibt das Ei wie ein Wall und hält sie alle ab. Geschieht es zuweilen, wenn das Ei in gar zu konzentrierter Samenflüssigkeit liegt (wie besonders bei künstlichen Besamungen), daß zwei oder mehrere gleichzeitig die Eioberfläche berührten und daher eindrangen, ehe die Membran abgehoben war („Polyspermie“), so sind schwere, zuletzt tödliche Entwicklungsstörungen die Folge.

Befruchtungen, bei denen sich die Keimzellen außerhalb des Körpers begegnen, kommen vor bei den meisten festsitzenden Tieren (z. B. Seescheiden, Blumentieren [S. 275, Abb. 76], Schwämmen) und vielen langsam beweglichen Tieren (z. B. Stachelhäutern und Muscheln), aber auch noch bei Fischen und Fröschen, soweit sie nicht lebendiggebärend sind, also mit Ausnahme etwa der viviparen Kärpflinge, gewisser Haie, des Zitterrochens, der Aalmutter, der ostafrikanischen Kröten Pseudophryne vivipara und Nectophryne tornieri. Solch externe Befruchtung gleicht ungefähr der bei den Algen, wo die Eizellen aus dem Oogonium, die Spermazellen aus dem Antheridium entweichen und sich frei im Wasser finden; sie kann nur mit großer Verschwendung an Zeugungsstoffen arbeiten, da sonst die Wahrscheinlichkeit jenes Findens gar zu gering wäre. Wie nun im Pflanzenreich Ersparnisse an Fortpflanzungszellen, besonders an Samenknospen, dadurch erzielt werden, daß letztere im Inneren eines schützenden Gehäuses befruchtet werden; so im Tierreich Ersparungen an beiderlei Zeugungsstoffen gleichfalls durch interne Befruchtung im Körper des Weibchens. Die mannigfaltigen Einrichtungen, die dazu führen und die „Bestäubung“ der Pflanzen, „Begattung“ der Tiere ermöglichen, können im Rahmen

der Allgemeinen Biologie kaum Platz finden; sind besser ins speziellere Gebiet der Ethologie oder Lehre von den Lebensgewohnheiten zu verweisen.

Hier ist besonders die Blütenbiologie zu einer in weitem Umfang selbständigen und das Interesse fesselnden Wissenschaft geworden. Sie lehrt uns die Bestäubungsapparate (klebrige oder in ihrer Oberfläche durch Lappen und Haare vergrößerte Narben passen zu Pollenkörnern mit rauhem Relief), die Lockmittel der Blüte (Duft, doch sicher auch Farbe und Form), ihre Empfangseinrichtungen (Saftmale, Trittbrettchen, Geländer) für das die Bestäubung leistende Tier (fliegende Insekten und kleinste Vögel) und die Abhaltung kriechender, Blütenstaub verlierender und Blütenorgane fressender Insekten (durch Honigdrüsen außerhalb der Blüten, Haar- und Leimringe) kennen; ihre Vorkehrungen zur Behinderung der Selbstbestäubung (ungleichzeitiges Reifwerden von Staub- und Fruchtblättern, hinderliche gegenseitige Lage dieser Teile) und zur Beförderung der Wechselbestäubung (Hebel-, Schleuder- und Klebeapparate der Staubblätter, Fegehaare des Stempels, Unterbringung der Nektarien und deren Ausscheidung des Honigsaftes), — lauter Merkmale, die nur den durch Tiere bestäubten („insektophilen") Blüten zukommen, den durch Wind bestäubten („anemophilen"), z. B. Erle, Haselstrauch, Getreidearten, abgehen.

Nicht minder mannigfach sind die Begattungseinrichtungen der Tiere: zunächst scheint jede Beziehung zwischen Begattung und Übergang von äußerer zu innerer Befruchtung zu fehlen; denn einerseits kommt Aneinanderdrücken der Körper (gewisse Fische, z. B. Makropode), ja Umklammerung (Froschlurche) trotz äußerer Besamung vor, andererseits deren Fehlen trotz innerer Befruchtung, wobei das Weibchen dem vorauständzelnden Männchen folgt und dessen auf den Boden gesetzte Samenpakete, „Spermatophore", mit der Geschlechtsöffnung aktiv aufnimmt (Wassermolche). Innerhalb der Molche ist dann aber endlich die zweckmäßige Kombination von Amplexus und Samenübertragung begonnen, wobei die Geschlechtsöffnungen einander nahegebracht werden, um endlich bei den höheren Wirbeltieren, von den Reptilien angefangen, zugleich mit Gewinn besonderer Begattungsorgane (in Scheiden passende Ruten) zu vollständiger Vereinigung zu gelangen. Echte Begattungen mit inniger Berührung oder Ineinanderstülpung der Geschlechtsöffnungen sind unabhängig von dieser, für die Wirbeltiere geschilderten Reihe auch schon unter Wirbellosen (Gliedertiere, Schnecken, Kopffüßer, Erdwürmer) mehrfach zustandegekommen.

6. Lebendgebären und Brutpflege

Mit dem sicheren Vollzug der inneren Befruchtung, wie er im Tierreich durch Begattung, im Pflanzenreich durch Bestäubung gegeben ist, erscheint die Zahl der Vorkehrungen nicht erschöpft, um ein möglichst vollständiges Aufbringen der Nachzucht zu ermöglichen. Nicht

bloß der unbefruchtete, sondern auch der bereits in Entwicklung begriffene Keim soll vor Gefahren und Untergang bewahrt werden; dies Ziel wird erreicht einerseits durch Fortsetzung desselben Mittels, das bereits bei der Sparsamkeit mit Geschlechtszellen gute Dienste geleistet hatte, — nämlich durch Zurückbehalten des Keimes und Keimlings in schützenden Hüllen, sei es harter Ei- und Fruchtschalen, sei es sogar im mütterlichen Körper selbst. Andererseits durch Einrichtungen zu Brutschutz und Brutpflege nach dem Verlassen solcher Hüllen.

Der erstbezeichnete Weg führt zum Lebendiggebären (Viviparie). Die Zeit zwischen Eiablage (Oviparie) und Ausschlüpfen des Jungen bezeichnet man als „Nachreife"; und nun wird ein immer längerer Teil der Nachreife ins Innere des weiblichen Organismus verlegt, bis es so weit kommt, daß das abgelegte Ei knapp nach oder vor seiner Ablage platzt (Ovoviviparie), — z. B. bei den Vipern, der Bergeidechse, dem Feuersalamander. Bei echter Viviparität dagegen entlassen die Geschlechtswege stets erst das bereits hüllenfreie Junge, dem die zerrissenen Hüllen allenfalls als „Nachgeburt" folgen; ferner sind hier Einrichtungen vorgesehen, um den Keimling, „Fötus" genannt, während einer so langen Zeit seiner Gefangenschaft im mütterlichen Fruchthalter zu ernähren. Im allgemeinen geschieht das wie bei Ausrüstung des Eies für lange Nachreife außerhalb des Körpers: durch Dottervorräte. Aber in extremen Fällen des Lebendgebärens will auch dies nicht reichen. Die eine Lösung der weitergehenden Aufgabe ist, obwohl im Tierreich nur für einzelne Fälle nachgewiesen, von allgemeinem Interesse, weil sie in der vorhin beschriebenen inneren Doppelbefruchtung bedecktsamiger Pflanzen eine weit verbreitete Parallele findet; wie sich denn immer wieder die Wahrnehmung aufdrängt, daß alle Lebenserscheinungen Tieren und Pflanzen gemeinsam sind und Unterschiede zwischen beiden Lebensreichen nur darin bestehen, daß eine hier universelle Erscheinung dort zur Rarität wird und umgekehrt. Bei echt viviparen Schwanzlurchen (Alpensalamander, Olm) entwickelt sich nämlich von beiläufig einem halben Hundert Eiern, die (laut G. A. Schwalbe gegen Wunderer) alle befruchtet werden, in jedem Fruchthalter nur eines weiter, — wogegen die übrigen zu einem Dotterbrei verfließen, der von den bevorzugten Embryonen verschluckt wird. Dieser Vorgang ist damit vergleichbar, daß im Embryosack der Blütenpflanzen nicht bloß die zur Keimlingsbildung bestimmte Eizelle, sondern auch der sekundäre Embryosackkern befruchtet wird, der einen Abortivembryo liefert und als „Nährgewebe" vom Hauptembryo aufgesogen wird.

Die andere Lösung der Nahrungsbeschaffung für den lebend zu gebärenden Fötus verzichtet auf Dotter sowohl des eigenen wie fremder Eier, sondern stellt vermittelst besonderer Hüllen („Mutterkuchen", Plazenta) und der Nabelschnur eine Gefäßverbindung zwischen Mutter und Frucht her; bürdet also dem mütterlichen Kreislauf die Leistung auf, außer den eigenen auch noch die Gewebe des ungeborenen Nachkommen zu versorgen. Plazentare Bildungen treffen wir außer bei

Säugetieren bei einigen Haifischen, lebendgebärenden Sauriern (Riesenskinken) und bei den Salpen unter den Manteltieren. Im Pflanzenreich werden scheidewandartige Wucherungen der Fruchtknotenfächer, an denen die Samenknospen mittels „Funiculus" (Nabelstrang) festhaften, als Plazenten benannt, und gewiß ist es diese, beim abgefallenen Samen oft an einem hellen Fleck (z. B. bei der Roßkastanie) erkennbare Stelle (Nabel, hilum), wo Reservestoffe aus der Mutterpflanze einwandern; die Samen der Hülsenfrüchtler verdanken dem ihren großen Eiweißreichtum. Doch stehen diese pflanzlichen Plazenten in keinerlei Bezug zum Lebendiggeborenwerden des Keimlings, was sich im übrigen und wie gesagt unabhängig von der Samenernährung in Form eines



Abb. 58. Flußbarsch-Weibchen, ablaichend.
(Photographie des lebenden Fisches im Aquarium, von A. Cerny, Original.)

Austreibens aus dem Fruchtknoten (z. B. „Mangrovepflanzen" Rhizophora, Bruguiera) bisweilen zuträgt. Was sonst in der Botanik „Viviparie" genannt wird, hat mit dem Lebendgebären der Frucht wie bei Tieren nichts zu schaffen, sondern ist eine ungeschlechtliche Vermehrung (S. 226) durch Adventivsprosse (S. 126); bekannte Beispiele sind das Gras Poa vivipara, der Knöterich Polygonum viviparum, verschiedene Steinbreche, besonders Tolmiea Menziesii.

Einrichtungen zur außerkörperlichen Brutpflege besitzt die Pflanzenwelt nur in Form der Verbreitungsapparate für Früchte und Samen, von denen wir die Flug- und Schleuderinstrumente schon als „passive Bewegungsorgane" (S. 88) erwähnten. Noch passiver, wenn man so sagen darf, sind diejenigen Vorkehrungen, welche die Verbreitung durch Tiere und die schließliche Verankerung des Samens im Boden ermöglichen: Stacheln, Haken und Widerhaken, sowie Klebestoffe dienen dazu. Stachelige, steinige, klebrige und schlecht-

schmeckende Fruchthüllen auch zum Schutz gegen Tierfraß, der jedoch in wieder anderen Fällen — bei Genießbarkeit der ganzen Frucht in Verbindung mit Ungenießbarkeit oder doch Unverdaulichkeit der Samen — sogar willkommen ist, um die Verschleppung zu fördern. Greifen wir die der Vogelmistel heraus, deren durch Magensaft unzerstörbare Samen mit den Exkrementen der Misteldrossel auf immer neue Baumzweige verspritzt werden; und die des Schöllkrauts, dessen Samen weiche, von Ameisen begehrte Wärzchen tragen und deshalb längs der Ameisenstraßen angebaut werden; und machen wir noch darauf aufmerksam,



Abb. 59. **Weinbergschnecke** (Helix pomatia), **Gelege.** Um es sichtbar zu machen, mußte das Laub ringsum weggeräumt werden.
(Naturphotographie von A. Cerny, Original.)

daß Beeren und Steinfrüchte, die durch ihr Gefressenwerden die Ausstreuung ihrer Samen anstreben, erst den Reifezustand der letzteren durch lockende Farben anzeigen wie ehedem die Blütenblätter den richtigen Zeitpunkt der Insektenbestäubung: — so haben wir ziemlich alles gesagt, was Aufnahme in die Allgemeine Biologie rechtfertigt, ohne zu tiefes Eingehen in spezielle Ethologie zu beanspruchen.

Viel reicher an brutpflegenden Mitteln ist die Tierwelt. Wache- und Verteidigungs-, Fütterungs-, Reinigungs- und Brütedienst, sowie Unterricht im Fressen, Fliegen und anderen lebensnotwendigen Verrichtungen treten keineswegs erst bei Warmblütern auf, wo sie zur höchsten Vollkommenheit gediehen, sondern schon bei niedrigen Gruppen. Bemerkenswert ist, daß hier zumeist der Vater

den Löwenanteil der Pflege übernimmt, ja zuweilen die Nachkommenschaft gegen feindliche Angriffe und Kannibalismus der Mütter (z. B. Stichling) verteidigen muß. Erst bei einzelnen Fischen (Chanchito) und Vögeln (Strauß) beteiligen sich beide Eltern, — ein Zustand, der endlich bei den anderen Vögeln und den Säugern in vorwaltende Sorge

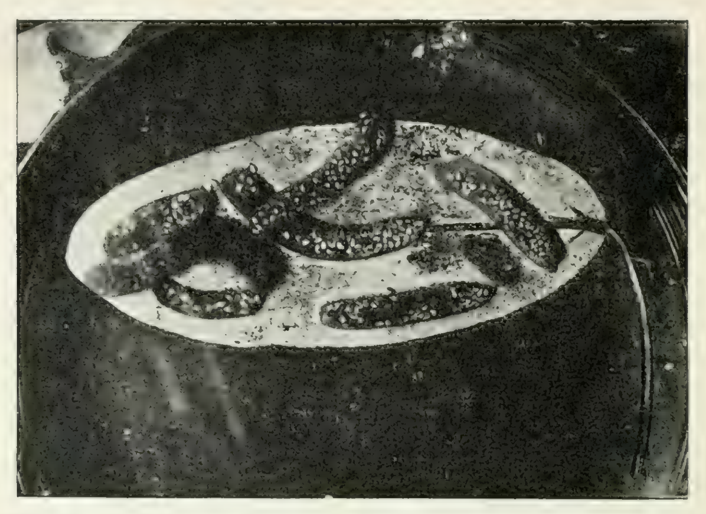


Abb. 60. Laich der Spitzschlammschnecke (Limnaea stagnalis) auf einem Knöterichblatt.
(Naturphotographie von A. Cerny, Original.)

des Weibchens übergeht. — Die primitivste Art der Brutpflege besteht in Auswahl geeigneter Ablageplätze für die Eier, Auswahl der richtigen Futterpflanze für Vegetarier (Raupen), worauf die Brut sich selbst überlassen wird. Die Eier selbst besitzen gleich den Pflanzensamen Klebestoffe (Insekten) oder Hänge- und Haftvorrichtungen (Eckschnüre der Haifischeier), die sie gegen Abfallen und Abgerissen-, im Wasser gegen Weggeschwemmtwerden von jenen erwählten Plätzen schützen. Was hier dem einzelnen Ei zuweilen versagt bleibt, ist doch der Vereinigung vieler Eier zu einer „Laichform" gewährt: so sind die Eier der Kröten schnur-, des Flußbarsches (Abb. 58) bandförmig angeordnet und können so um Wasserpflanzen geschlungen werden. Weiter besitzen Tiereier Gallerthüllen (Schnecken [Abb. 59—61], Frosch-, Molch- und manche Fischeier [Abb. 58]) oder harte Hüllen (Vögel, Geckos, Schildkröten, Krokodile, Insekten, Krebse), die sie gegen Tierfraß, aber auch gegen Dürre und Temperaturextreme schützen und ihnen durch Ausnützung von Schwerebedingungen (Laichklumpen der Frösche, Kokone der Wasserkäfer) eine für Atmung und Erwärmung günstige Oberflächenlage sichern. Schon höher als bloße Wahl des Legeplatzes steht vorsorglicher Nestbau und daher Schaffung des guten Ablage-

platzes, worin es staatenbildende Insekten und Vögel am weitesten bringen. Als höchste und aufopferndste Art der Brutpflege darf vielleicht das eigentliche „Bebrüten" angesehen werden. Im engsten Sinne, als Temperaturregulierung, kann es nur bei Warmblütern vorkommen, deren Keimlinge und Jungtiere nämlich in Befolgung der biogenetischen Wiederholungsregel keineswegs gleichwarm, sondern vorerst noch wechselwarm sind und bei schutzloser Preisgabe dem Erfrieren oder Überhitzen zum Opfer fallen müßten. Nur bei Riesenschlangen, die bereits einer ansehnlichen Entwicklung von Eigenwärme fähig sind, scheint echte Bebrütung in diesem thermischen Sinne noch vorzukommen; alle anderen Brütakte von Nichtsäugern und -vögeln dienen nur mechanischem und Verteidigungsschutz, — so bei den „Tragbrütern", die die Nachkommenschaft als Ei (Geburtshelferkröte, Sackspinne, zehnfüßige Krebse) oder Jungtier (Flugfrosch, Skorpion) auf irgendeinem, im vollkommenen Fall besondere Hauttaschen ausbildenden Körperteil (Pipa, Beutelfrosch, Seepferd) umherzuschleppen; und endlich bei den merkwürdigsten von allen, den „Maulbrütern" (manche Chromisfische und Welse), die sie unter Verzicht auf Nahrungsaufnahme im Rachen oder, unter



Abb. 61. Stachelschnecke, Brandhorn (Murex brandaris), Laichballen (weiß!) an einer Austernbank.
(Photographie am Ablageort im Aquarium, von A. Cerny, Original.)

Vermeidung dieses Verzichtes, in Aussackungen der Speiseröhre (chilenische Nasenkröte) transportieren. Die übrigen „Brüter" begnügen sich damit, Eier und Junge am Ort der Ablage oder des Nestbaues durch den eigenen Körper zu bedecken (Riesensalamander, Blindwühlen, Ohrwurm).

7. Jungfräuliche Zeugung (Parthenogenese)

Wir kennen die guten Folgen der Befruchtung für Ausgleich konstitutiver Schwächen; die Förderung der Variabilität und Gelegenheit für günstige Varianten, sich zu behaupten und weiterzubilden, werden wir erst kennen lernen. Noch nicht kennen wir aber die Ursachen, die einen Keim bewegen, sich zu entwickeln: denn wenn man die Befruchtung bzw. Verschmelzung des Ei- und Spermakernes als Ursache hiervon bezeichnet, so läßt man zahlreiche Fälle außer acht, in denen sie ausblieb, der Keim trotzdem in seiner Entwicklung nicht gehindert wurde. Jungfräuliche Zeugung (Parthenogenesis) ist bei vielen Pflanzen und Tieren eine teils individuelle (Schmetterlinge, Zweiflügler), teils generelle (Stabschrecken), teils periodische (Rädertiere [Abb. 68], Wasserflöhe, Blattläuse [Abb. 69], Gall- und Blattwespen), teils mehr oder weniger ständige Erscheinung (andere niedere Krebse, z. B. Salinenkrebschen). Rechnet man die Fälle hinzu, wo zwar nicht die ganze Entwicklung, aber doch die Furchung ohne Besamung statthat, so wird die Reihe der Beispiele viel größer und nimmt auch Stachelhäuter, ja Wirbeltiere in sich auf. — Wie unsinnig es ist, das Eindringen des Samenfadens als letzte Ursache der Furchungsteilungen anzusehen, erhellt aus dem Verhältnis dieses Eindringens zu den der Furchung vorangehenden Reifungsteilungen: der Regel nach vollziehen sich beide Reifeteilungen vor der Besamung (Seeigel), zuweilen nur eine davon vorher, die andere nachher (Lanzettfischchen, Frosch), oder beide nachher (Faden- und Ringelwürmer, Schnecken). Durch Zusatz von Natronlauge ins Seewasser hat J. Loeb bei der Meeresschnecke Lottia gigantea den Ablauf der Eireifung ohne Samenzutritt erzwungen.

Ähnliche und andere künstliche Mittel haben nun aber bei einer langen Reihe tierischer und pflanzlicher Lebewesen, bei denen normalerweise Entwicklung ohne Besamung nicht zustande kommt, Furchung, Embryo- und Larvenbildung, ja Aufzucht bis zum fertigen Organismus erreicht. Zuerst schienen es namentlich chemische Mittel zu sein, die das Ei aus ruhendem Zustande in den der Entwicklungserregung versetzen, — verschiedene Salze (sehr verwendbar Chlormagnesium), Säuren, Basen; dann waren Gifte (Zyankali, Hyoszyamin, Nikotin, Strychnin) erfolgreich und schienen die „mortalen Prozesse" (von Loeb als chemische Katalysen dargestellt) im Ei zu hemmen, dadurch dessen „vitalen Prozessen" das Übergewicht verschaffend; schließlich stellte sich heraus, daß bloße Konzentrationserhöhung im Seewasser, durch Zusatz beliebiger Stoffe (außer Salzen auch Rohrzucker und Harnstoff) wie selbst ohne Zusatz nur durch entsprechendes Eindampfen den gleichen

Effekt hervorbringe, — wogegen verdünntes Seewasser selbst in Gegenwart normalen Samens keine Befruchtung zuläßt. Da zum Überfluß rein mechanische Mittel — bei Seidenspinnereiern nach Tichomiroff Reiben mit Bürstchen, bei Froscheiern nach Bataillon Anstechen mit feinen Glasnadeln — vollständige Parthenogenese auslösen, so wurde es möglich, alle Entwicklungserregungen dahin zusammenzufassen, daß sie durch Flüssigkeitsentzug aus dem Ei wirksam sind. Dazu stimmt das früher erwähnte Aufquellen des Spermakernes im Ei; günstige Objekte (Axolotlei nach Jenkinson) gestatten direkte Wahrnehmung von Flüssigkeitsansammlungen in Hohlräumen des Spermakernes. Man darf sich demnach den Vorgang ungefähr so vorstellen wie das Entstehen von Sprüngen in ausgedörrter Ackererde, nur daß die Polarität des Eies diese Sprünge (Furchen) in regelmäßige Folge und Ordnung zwingt.

Mit den Versuchen, unbesamte Eier durch künstliche Eingriffe zu befruchten, gehen andere Experimente parallel, die trotz Einwirkens von Sperma die Vereinigung des Sperma- mit dem Eikern verhindern. Es gelingt auf fünferlei Art: 1. durch Verwendung toten (etwa in Hitze abgetöteten) Samens; 2. durch filtrierte Preßsäfte aus Samen, worin also keine Zellkerne mehr intakt sein können; 3. durch kurze Einwirkung verdünnter Kalilauge auf Samenzellen, die deswegen nicht der Befruchtungs-, wohl aber ihre Kerne der Verschmelzungsfähigkeit verlustig gehen, — Samen- und Eikern liegen dann in der befruchteten Zelle nebeneinander; 4. durch Einschnürung des Eies, wobei Samen- und Eikern mitunter in verschiedene Abteile gelangen und nicht zueinander können (3 und 4 „partielle Befruchtung"); 5. durch Entfernung des Eikernes und dessen Ersatz durch den Spermakern („Merogonie"). In allen Fällen geht Entwicklung vor sich. Aus der künstlichen Parthenogenese geht mithin hervor, daß Anwesenheit des Samens und Samenkernes nicht notwendig ist; aus der Merogonie, daß auch der Eikern nicht nötig ist, wenn nur überhaupt irgendein Kern zugegen ist; aus der partiellen Befruchtung, daß Vereinigung von Ei- und Samenkern erst recht entbehrlich ist.

Fragen wir im Anschlusse daran, ob denn das Ei nötig ist? Die Frage klingt ironisch, ist aber ernst: grundsätzlich spricht nichts dagegen, daß die Samenzelle, deren Kern denselben Chromatinbestand aufweist wie die Eizelle, dieser nicht auch in bezug auf organbildende Fähigkeiten gleichwertig sein sollte, falls es gelänge, ihre wegen Plasmamangel beschränkte Lebensdauer durch gehörige Materiallieferung zu verlängern. Ansätze zu dieser „Androgenese" sind tatsächlich schon gelungen, und zwar mit den (weniger plasmaarmen) männlichen Schwärmsporen von Algen, sowie mit Pollenschläuchen, die, in Rohrzuckerlösung ausgekeimt, sich durch Querwände in mehrere zellenartige Abteile (worin man allerdings bisher keine Kerne nachwies) furchen, also vielleicht einen rudimentären Embryo ergaben (v. Portheim). Wahrscheinlich hierher gehört eine bestimmte Art von Hodengeschwülsten, das „Chorion-Epi-

theliom", das mit der Eihaut große gewebliche Ähnlichkeit aufweist. Arbeiten aus der Loebschen Schule und neuestens von R. Goldschmidt ergaben die Teilungsfähigkeit des tierischen Samenfadens auf künstlichen Nährböden. Berechtigterweise muß man Fortschritte gerade in diesem wichtigen Punkt für die nächste Zeit verlangen.

Kehren wir zur künstlichen Entwicklungserregung tierischer Eier zurück: das klassische Objekt dieser Versuche, der Seeigel (Abb. 62), neben welchem Seesterne, Ringelwürmer, Weichtiere und niedere Wirbeltiere beste Resultate zeitigten, hatte den vorhin aufgezählten Mitteln insoferne noch widerstanden, als Larven aus künstlich angeregten Eiern



Abb. 62. Steinseeigel (Strongylocentrotus lividus) in einem Rasen von Schlauchalgen (Valonia utricularis). Rechts davon eine andere Alge (Cystoseïra).
(Photographie der lebenden Objekte im Aquarium, von A. Cerny, Original.)

sich von denen aus natürlich besamten durch langsame Entwicklung, mangelnde Schwimmfähigkeit und Mangel einer Dottermembran, die sonst (S. 215) das erste Zeichen gelungener Befruchtung ist, unterschieden. Wir erwähnten die Befruchtungsmembran als Schutzwall gegen das Eindringen von mehr als einem Samenfaden: ist sie nicht vorhanden, so können in ein spätes Furchungs-, etwa ins 16- oder 32-Zellenstadium, Samenfäden eintreten, worauf jede der bis dahin gebildeten Furchungskugeln eine separate Membran abhebt und eine selbständige Furchung fortsetzt; Loeb konnte daher solche Superposition von künstlicher Befruchtung und Besamung dazu verwenden, um aus einem Ei mehrere Seeigellarven zu gewinnen.

Um nun aber die künstliche Entwicklungserregung zu einem normalen Entwicklungsverlaufe zu bringen, wurde zunächst der Membranmangel behoben, — durch Herbst mittels Schütteln in schwachem Chloro-

form, Benzol, Toluol, Kreosot, Nelkenöl und Silberspuren, durch Delâge, dem übrigens die Aufzucht solcher Larven einschließlich ihrer Umwandlung in reife (männliche!) Seeigel gelang, mittels Kohlensäure, durch Loeb mittels Äthylazetat, das aber nicht direkt, sondern nach Bildung einer freien Säure wirkt. Schließlich fand Loeb folgende Methode als die idealste, da sie normal aussehende, hurtig schwimmende Larven erzielt, die sich ebensolange im Aquarium halten wie solche aus besamten Eiern: zuerst erfolgt ein zweiminutiges Bad in einer Mischung von Seewasser mit einer höheren Fettsäure (Butter-, Valerian-, Kapronsäure); darauf ein halbstündiges Bad in sauerstoffreichem Seewasser mit 50 %ig erhöhter Konzentration; endlich dauernde Übertragung in gewöhnliches Seewasser. Jeder von beiden Eingriffen ist allein ausreichend, Eifurchung zu veranlassen; aber nur das Säurebad (oder ebenso ein nur sekundenlanges in den von Herbst angewendeten schärferen Mitteln, denen sich noch Äther, Alkohol, Seifen und Digitalin anreihen) bewirkt Membranabhebung, und nur beide Eingriffe zusammen bewirken richtige Entwicklung, indem einer dem anderen zur Korrektur dient. Die Fettsäuren usw. lockern („zytolysieren") die Eirindenschicht — bei zu langer Badedauer das ganze Ei, und dann ist der Versuch mißlungen —, wodurch Seewasser einsickern kann und jene Eirinde als „Membran" abhebt; dabei werden schädliche Stoffe gebildet, die eine überkonzentrierte („hypertonische") Lösung beseitigt, weil hier laut Warburg der Sauerstoffumsatz im Ei erheblich gesteigert ist. Der Same soll nun, nach Loebs neuester Ansicht, dieselbe Doppelwirkung hervorbringen, indem er zwei Stoffe ins Ei trägt: ein „Lysin", das die oberflächliche Zytolyse bewirkt, und eine „Oxydase", die durch Verbrennung deren schädliche Folgen repariert. Am Samen der eigenen Tierart, von der auch die verwendeten Eier herstammen, läßt sich die Duplizität der befruchtenden Eingriffe nicht verfolgen, weil dieser Same so schnell ins Ei dringt, daß die beiden Prozesse nicht getrennt, sondern auf einmal stattfinden. Fremde Samenzellen, z. B. zur Befruchtung von Seeigeleiern solche von Hahn und Hai, dringen langsamer ein: und hier kann es geschehen, daß deren Lysin schon von außen die Membranbildung auslöst, ehe der Eintritt möglich war; solche Eier verhalten sich, als ob sie in der Fettsäure gebadet worden wären, d. h. sie bedürfen zu guter Entwicklung noch des überkonzentrierten Bades, — wogegen Eier mit eingedrungenen, wenn auch fremden Samenfäden dessen nicht bedürfen. Nebenbei bemerkt, liefern nun solche fremdbefruchtete Eier nicht etwa Bastarde zwischen Hahn und Seeigel u. dgl.; der artfremde Samen überträgt nicht väterliche Eigenschaften auf den Keimling, sondern wirkt lediglich befruchtend, — man hat danach strenge zwischen der entwicklungserregenden und der vererbenden Wirkung des Samens zu unterscheiden. Zu letzterer ist Vorhandensein und Weiterentwicklung des männlichen Vorkernes unerläßlich, und dies wieder ist nur möglich, wenn die Kerne und Geschlechtszellen, wo nicht von derselben, so doch von einigermaßen nahe verwandten Arten herrühren.

Es war Loeb weiterhin gelungen, künstliche Befruchtung auch durch Blutsera und Organextrakte zu erreichen, die aber nicht von derselben, sondern nur von fremden Tierarten, z. B. für Seeigel- und Seesterneier von verschiedenen Säugetieren und Würmern herrühren dürfen. Mit Rücksicht darauf, daß nur fremdartige Sera und Extrakte entwicklungserregend wirken, stellte Loeb eine Theorie der Befruchtung auf, die er mit den Ergebnissen der Immunitätslehre (vgl. S. 104) in Einklang zu bringen suchte. Dem stehen jedoch die (bereits nachgeprüften) Anstichversuche Bataillons am Froschei entgegen. Erinnern wir uns bei dieser Gelegenheit noch an die Vorgänge bei jeder Furchungsteilung, der die Ansammlung einer der übrigen Zelle entnommenen flüssigen Plasmaphase rings ums Zentralkörperchen vorangeht, so werden wir bis auf weiteres gerne bei der früher entwickelten Anschauung haltmachen, die als eigentliche Ursache der ersten Furche einen Flüssigkeitsentgang aus dem Ei verantwortlich macht, — ein Zustand, der sich von da ab bei allen folgenden Teilungen der Eizelle und ihrer Blastomeren rhythmisch wiederholt. —

Wie besprochen, sind natürliche Parthenogenesen im Pflanzenreich ziemlich verbreitet; auch künstliche Parthenogenesen wurden erzielt: das wäre also Entstehung junger Pflanzen aus Samen, die ohne Bestäubung geblieben waren. Daneben kommt eine verwandte Erscheinung vor, die allerdings nicht zur Entwicklung von Sämlingen führt, weil es dabei an keimfähigen Samen mangelt: die „Parthenokarpie" oder jungfräuliche Fruchtbildung. Bekanntermaßen wird die Reifung der Samen stets von Umwandlungen des Stempels begleitet, der sich in Gänze zur „Frucht" gestaltet: diese Fruchtung kann unter Umständen ohne Bestäubung stattfinden, ja sogar — wie die kernlosen, nur durch Pfropfreiser fortgepflanzten Obstsorten zeigen — ohne daß der Fruchtknoten überhaupt Samenanlagen enthielt. Fitting erzielte Parthenokarpie auf experimentellem Wege durch Bestreichung der Narbe mit Pollenextrakten.

8. Ungeschlechtliche Fortpflanzung (Vegetative Reproduktion)

Alle Fortpflanzungen, die wir bisher kennen lernten, vollzogen sich aus einer Zelle oder höchstens zweien, die dann zur gleichfalls einheitlichen Stammzelle verschmolzen („zytogene Fortpflanzung"). Wofern diese Zelle eine für den Zeugungszweck besonders differenzierte oder, besser gesagt, durch ihre Undifferenziertheit zur Neubildung aller Teile befähigte Keimzelle vorstellt, dürfen wir von „geschlechtlicher" Fortpflanzung sprechen: von eingeschlechtlicher (unisexueller), wenn das neue Individuum, wie bei den Partheno-, Andro- und Pädogenesen, sowie bei der Fortpflanzung durch Sporen, aus einer einfachen Zelle hervorgeht; von zweigeschlechtlicher (bisexueller), wenn der junge Organismus aus einer durch Vermischung (Amphimixis) entstandenen doppelten Zelle emporwächst.

Wir kommen jetzt zu Vermehrungen, an denen gleichzeitig viele Zellen, ganze Zellkomplexe, beteiligt sind. Dabei findet kein Geschlechtsakt statt, keine Verschmelzung von Zellen, sondern ein Gewebsanteil des alten Individuums gewinnt seine embryonale Beschaffenheit zurück, beginnt infolgedessen, als ob eine Verstümmelung stattgefunden hätte und auszuheilen wäre, energisch zu wachsen und liefert aus dem betreffenden Bezirk ein junges Individuum. Gewöhnlich löst es sich ab; bei Koloniebildung (siehe später) kann es aber auch mit dem Muttterorganismus in Verbindung bleiben.

Diese ungeschlechtliche Fortpflanzung aus Zellkomplexen kann ebenso wie die aus einzelnen Zellen als Teilung (z. B. etliche Ringelwürmer) und Knospung (z. B. Polypen, Seescheiden), erstere als Querteilung (z. B. gewisse Strudelwürmer) und Längsteilung (z. B. manche Schwämme und Seeanemonen) auftreten. Sie kann ferner eine zweifache oder sofort eine mehrfache Teilung sein (z. B. Würmer Microstomum, Myrianida); desgleichen sprießen die Knospen entweder einzeln oder gleichzeitig zu mehreren aus dem Stammorganismus. Einer anderen Einteilung ist die vegetative Fortpflanzung zugänglich, je nachdem, ob die Regeneration des Fehlenden bereits vor der Ablösung erfolgt oder erst nachher: zur ersten Gruppe gehören die meisten Knospungen („Proliferationen") — etwa mit Ausnahme der Pflanzenstecklinge —, sowie die Teilungen der Würmer, Quallen- und Blumenpolypen und Seescheiden; zur zweiten Gruppe gehört die Teilung einiger Ringelwürmer und Seesterne. Man geht wohl nicht fehl, die Teilung mit erst nachträglichem Ersatz („Schizogonie") als die einfachste und ursprünglichere, diejenige mit schon vorbereitetem Ersatz als die abgeleitete und vollkommenere hinzustellen. In bezug auf Leichtigkeit und Neigung zu ungeschlechtlicher Vermehrung ist übrigens zwischen beiden Gruppen kaum ein Unterschied zu merken: bei der geringsten Veranlassung, etwa einer leichten Berührung, oft aber auch von selbst, zerspringt ein Lumbriculus, ein Ctenodrilus monostylus in zwei oder mehr Stücke, obwohl die nun fehlenden Kopf- bzw. Schwanzenden genannter Würmer erst nachträglich ersetzt werden können; hier ist die „Selbstverstümmelung" (S. 129) in den Dienst der vegetativen Fortpflanzung gestellt und derart zur Gewohnheit geworden, daß es eines äußeren Reizes gar nicht mehr bedarf, um eine regelmäßige Vermehrung aus Teilstücken hervorzubringen. Ähnlich empfindsam sind die Ringelwurmgattungen Syllis, Naïs und Chaetogaster, aber der spontane Zerfall beschränkt sich auf Stellen, wo sich schon vorher ein neues (an Augenflecken u. dgl. kenntliches) Kopfsegment gebildet hat.

Bei der Knospung läßt sich eine Unterscheidung treffen, je nachdem sich die Knospen außen oder innen bilden und ablösen: äußere Knospen besitzen die Schwamm- und Nesseltiere, Moos- und Manteltiere; innere Knospen sind die „Statoblasten" der im Süßwasser lebenden Moostierchen, sowie wohl auch die „Gemmulae" der Süßwasserschwämme. Genau besehen ist diese Einteilung nur ein Spezial-

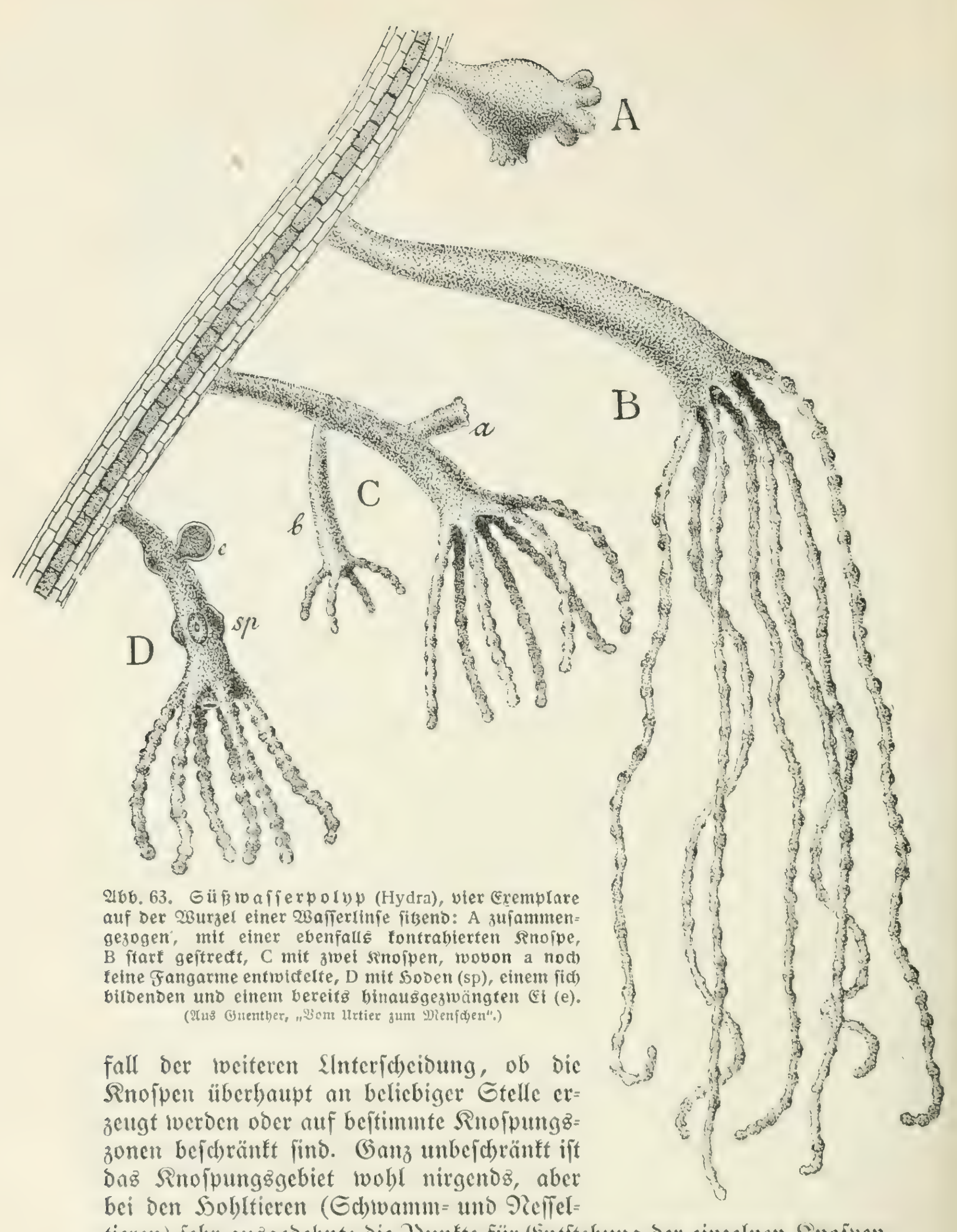


Abb. 63. Süßwasserpolyp (Hydra), vier Exemplare auf der Wurzel einer Wasserlinse sitzend: A zusammengezogen, mit einer ebenfalls kontrahierten Knospe, B stark gestreckt, C mit zwei Knospen, wovon a noch keine Fangarme entwickelte, D mit Hoden (sp), einem sich bildenden und einem bereits hinausgezwängten Ei (e).
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

fall der weiteren Unterscheidung, ob die Knospen überhaupt an beliebiger Stelle erzeugt werden oder auf bestimmte Knospungszonen beschränkt sind. Ganz unbeschränkt ist das Knospungsgebiet wohl nirgends, aber bei den Hohltieren (Schwamm- und Nesseltieren) sehr ausgedehnt: die Punkte für Entstehung der einzelnen Knospen scheinen durch die Aussichten auf jeweils günstigste Ernährung der Knospe, verbunden mit relativ geringstem Opfer für das Stammindividuum, bestimmt zu sein. So wächst beim Süßwasserpolypen (Hydra, Abb. 63) die erste Knospe möglichst tief unten, nahe der Grenze zwischen

Stiel und Magenraum; die nächste etwas höher und der ersten schräg (um etwa 120 Grad) gegenüber, also an derjenigen Stelle, wo sie der ersten geringste Konkurrenz macht und ihrerseits auch wenig unter Wettbewerb steht; die dritte Knospe abermals um 120 Grad gedreht und etwas höher oben und so fort. Verbindet man die Fußpunkte all dieser Knospen, so entsteht eine Schraubenlinie: bei gut genährten Polypen ist sie flach gewunden, fast eine ebene Spirale, so daß man ein Knospenbüschel scheinbar in derselben Höhe entspringen sieht; dies hat die irrige Annahme verschuldet, als habe der Polyp eine engbegrenzte Knospungsregion. Bei minder gut genährten Polypen ist die Schraubenlinie steil gewunden, wie eine Wendeltreppe oder ein Korkzieher. R. Hertwig, dem wir die Kenntnis dieser Regelmäßigkeit verdanken, hat noch folgendes festgestellt: wenn ein Polyp von der ungeschlechtlichen zur geschlechtlichen Fortpflanzung, und zwar vom Knospen zum Eierlegen übergeht, dann entsteht das erste Ei genau dort, wo die nächste Knospe zu erwarten gewesen wäre.

Noch eindeutiger bestimmt und enger begrenzt ist die Stelle, wo die Knospen bei sprossenden Leibeshöhlentieren, Mantel- und Moostieren, zum Vorschein kommen; hier gibt es eine stark verdünnte, gewissermaßen wurzelförmige Fortsetzung des Körperstammes, den Knospenstock („Stolo prolifer"), der sich bei festsitzenden Formen (Moostierchen, Seescheiden) in der Tat wie ein kriechender Wurzelstock verhält und in reihenweiser Anordnung „Ausläufer", aus ihm hervorsprossende Jungindividuen erzeugt. Stolonenknospung ist übrigens, neben der für Hydra beschriebenen seitlichen Knospung aus der Leibeswand, schon anderen Hydroidpolypen (z. B. Tubularia, Bougainvillea, Abb. 66 auf S. 236) und Korallen (z. B. Astroides) eigentümlich.

Ganz weit verbreitet ist die Stolonenproliferation unter den Pflanzen: man braucht nur so bekannte Beispiele zu nennen wie Veilchen, Steinbrech, Erdbeere, Waldmeister, Moose, um zu sehen, daß wieder einmal ein Phänomen, das im Tierreich vereinzelt bleibt, im Gewächsreich zu breitester Geltung gelangt (in anderen Fällen umgekehrt). Daneben kommt aber, und zwar oft am selben Objekt, die Seitenachsenproliferation vor: abgesehen von der gewöhnlichen Sproßbildung, die zur Entstehung mächtiger Stöcke (Kolonien) führt — davon wird bald die Rede sein —, lassen sich die Brutknospen (z. B. Feigwurz) und Brutzwiebelchen (Feuerlilie, Lauche) hierfür angeben, sowie die mehr zufällig oder künstlich zur Vermehrung führenden Blatt- und Stengelstecklinge („Adventivbildungen", S. 126).

Von großer Bedeutung ist das Verhältnis zwischen Knospung und Lebensalter. Es scheint zwar, daß insbesondere manche Pflanzen grenzenlos auf vegetativem Wege vermehrt werden können, also eigentlich unsterblich wären. Allein diese Unsterblichkeit dürfte eine scheinbare sein, etwa so, wie dem naiven Verstande eines Wilden die über hundert Jahre alt werdende Schildkröte unsterblich vorkommt. Das steht für die Urwesen, wo ähnliches behauptet wurde (S. 178), heute

bereits fest; für die durch Sprossung entstehenden Kolonien eines Moostierchens, Pectinatella magnifica, hat Bräm entdeckt, daß ihr Alter zwiefach bestimmt ist: durch das Alter seit Ablösung der Knospe und durch das der Stammkolonie, von der sich die Knospe losgelöst hatte, um ihrerseits einen neuen Stock zu bilden. Eine früh abgetrennte Kolonie verhält sich zu einer späten, obwohl sie sich gestaltlich vollkommen gleichen, wie Jugend und Alter: jene ist eine regsame Bildnerin des Stockes, diese sein müder Alterstrieb. Solche Wahrnehmungen brachten manche Forscher dazu, von selbständig gewordenen Knospen in Beziehung auf ihren Stamm nicht wie von Nachkommen- und Elternorganismus, ja nicht einmal wie von verschiedenen Individuen zu sprechen; und sei ein ganzer Wald aus Aststecklingen hervorgegangen, und hätte jahrhundertelang keine andere Vermehrung stattgefunden als die vegetative, so bildeten sie alle zusammen doch nur ein einziges Exemplar. Noch klarer wird uns diese Beziehung, wenn wir jetzt noch die Teilung und Knospung der Urwesen heranziehen: das Charakteristische ungeschlechtlicher Fortpflanzung besteht nämlich nicht so sehr im Ausbleiben von Kopulationen und im Ausgehen von Zellkomplexen, als darin, daß die vegetative Vermehrung nicht von indifferenzierten, totipotenten Keimzellen ihren Anfang nimmt. Benutzen wir diese schärfere Kennzeichnung, so müssen wir viele Zellteilungen und Zellsprossungen der Urwesen unbedingt zur vegetativen Fortpflanzung rechnen, obwohl es sich um Einzeller handelt und trotzdem ihnen bei beliebigem Beobachtungsbeginn nicht immer anzusehen ist, ob sie als „Keimzellen" am Anfang einer neuen Teilungsepoche oder als „vegetative Zellen" schon näher einer Depressions(Alters-)periode stehen. Jedenfalls gelten die meisten Unterscheidungen, die wir für Teilung und Knospung aus Geweben getroffen haben, auch für diejenige aus Zellen: die Teilung der meisten Urtierchen ist eine solche mit vorbereiteter Regeneration; die der Geißelträger, mithin auch in dieser Beziehung ursprünglichste Protisten, ist eine Teilung mit nachheriger Regeneration. Auch Sprossung und Koloniebildung (Glockentierchen Carchesium) bieten dasselbe Ansehen wie bei Vielzellern. Die sogenannten „ewigen", d. h. sich unausgesetzt ohne Depression und Konjugation weiterteilenden Aufgußtierchen, wie sie Jennings, Calkins und Gregory verfolgten, sind solch lange fortgeführte, aber (vgl. S. 179) keinesfalls unbegrenzte Linien mit vegetativer Vermehrung.

Und nun mit Bezug auf die Individualitätsauslegung der Vegetativvermehrung: die nach allen Richtungen eines Wohngewässers zerstreuten Einzeller derselben Teilungsperiode verglich ich ja schon früher mit einem zusammengehörigen Individuum, von dem sich ein vielzelliges nur durch Zusammenhalten seiner Körperzellen unterscheide. Mit demselben Rechte darf aber letzteres als Kolonie von Zellindividuen bezeichnet werden, und es bleibt müßig, für welche Auffassung man sich entscheidet. Bei den Einzelligen, wo sie wenig üblich ist, könnte man am ehesten die Ansicht vertreten, daß nur sexuell ge-

zeugte Abkömmlinge als „Individuen" anerkannt, vegetativ erzeugte aber samt ihrem Stammexemplar als einziges Individuum anzusprechen seien; denn hier ist der Wechsel von Teilungs- und Kopulations- bzw. Konjugationsperioden tatsächlich homolog dem Alternieren der wachstums- und zeugungsfähigen Phase im Leben des Vielzellers. Innerhalb der Vielzeller selbst die entsprechende Einengung des Personenbegriffes vorzunehmen, halte ich dagegen nicht für zweckmäßig: sie führt zu keiner Homologie, sondern nur zu einer recht zweifelhaften Analogie; auch verleitet sie dazu, zwischen sexueller und vegetativer Fortpflanzung eine grundsätzliche Schranke zu errichten, während sie in Wahrheit nur durch gradweise Stufen getrennt sind. Wenn zwar die geschlechtliche Vermischung eine gewisse Auffrischung, Verjüngung, bringt, so ist doch auch hier das Alter der Person nicht bloß durch ihr eigenes Alter seit der Geburt, sondern nebstdem durch dasjenige ihres Volkes und Stammes bestimmt. Rassendegeneration und Aussterben von Arten ohne ersichtlichen äußeren Grund sind Belege dafür, daß die Gattung ebenso wie jedwedes Exemplar einem natürlichen Greisenalter und Tode entgegengeht.

9. Stockbildung (Kolonisation)

Bleiben die Tochterindividuen mit dem Mutterindividuum in organischer Verbindung, so entsteht ein Stock (Cormus, Kolonie). Seine genaue Definition stellt uns derselben Schwierigkeit gegenüber, die uns schon zuvor begegnete, als es galt, der vegetativen Fortpflanzung gegenüber zu klarer Individualitätsauffassung zu gelangen. Streng genommen, gibt es kein anderes Einzelindividuum als das einzellige Urwesen; aber auch die Zellen sind im Lichte ultramikroskopischer Forschung Kolonien von Urenergiden. Die Stockbildung, welche bei verhältnismäßig wenig Gruppen des Pflanzen- und Tierreiches (etwa Gefäßpflanzen, Hohl-, Moos- und Manteltiere) und auch innerhalb der Gruppen als Sondergeschehen erschien, teilt das Schicksal anderer, für Spezialphänomene gehaltener Lebensäußerungen — siehe nur: Symbiose, Generationswechsel — und ist in Wirklichkeit eine allgemeine Erscheinung des Lebendigen. In junger Zeit mehrten sich zwar Stimmen, die den Organismus höherer Lebewesen mit Einschluß des Menschen als „Zellkolonie" oder „Zellenstaat" bezeichneten und dadurch zum oberflächlichen Individualitätsbegriff den wünschenswerten Gegensatz schufen, — einem Begriff des „eigentlichen Individuums" (was ist das? fragt Haeckel), der noch lange nach Entdeckung des zellulären Aufbaus aller Lebewesen und den grundlegenden Ausführungen in Haeckels zu wenig gelesener „Genereller Morphologie" der herrschende blieb. Allein, worauf man gebräuchlicherweise den Kormenbegriff beschränkt, auf einen Stock etwa von der Beschaffenheit, wie ihn typisch die Riffkorallen bieten: dies Gebilde ist längst keine Kolonisation einfachen Grades mehr, sondern entstand durch Kumulation von Stöcken. Letztere sind mehrfach selber wieder zur

Stockbildung geschritten, ehe herauskam, was man traditionsgemäß eine „Kolonie“ nennt.

Zuweilen ist ja der zusammengesetzte Charakter eines „Stockes“ im Sinne überlieferter Definition von vornherein klar: so z. B., wenn die Seescheide Polycyclus cyaneus aus vielen Stöcken, deren Einzeltiere sternförmig geordnet sind, einen gemeinschaftlichen Stock aufbaut. Man darf aber, um die Gesetzmäßigkeit zu durchschauen, nicht bloß in die eine Richtung (nach zunehmender Komplikation), sondern auch in die andere (nach zunehmender Vereinfachung) blicken: hier muß es sich weisen, daß das sogenannte eigentliche Individuum eine Kolonie aus Organen, das Organ eine Kolonie aus Geweben, das Gewebe eine solche aus Zellen, die Zelle eine aus Urenergiden ist. Mitunter sind in diese Folge von Kolonien niederer und höherer Ordnung noch andere Stufen eingeschaltet: so bei Tieren mit gegliedertem Rumpf, wo sich in aneinander gereihten Abschnitten gleiche Organisationen wiederholen („Metamerie“). Am reinsten zeigt diese Segmentierung der Ringelwurm (S. 199, Abb. 50), nächst ihm das Glieder-, schon weniger das Wirbeltier. Moquin Tandon hat einen Abschnitt von solcher Beschaffenheit „Zoonit“ genannt und das ganze gegliederte Individuum als Reihenkolonie aufgefaßt, dessen Mitglieder gegenüber einer „echten Kolonie“, wie sie der Bandwurm noch heute repräsentiert, an Selbständigkeit verloren und dafür an zentraler Organisation gewonnen haben. Vereinheitlichung werde zunächst erzielt durch Verschmelzung von Teilen, die ursprünglich unabhängige Anteile der einzelnen Koloniemitglieder waren: so sei der die Zoonitenreihe durchziehende gemeinsame Darmkanal entstanden. Wie verschwommen hier die Grenzen sind zwischen „echter Kolonie“ und „eigentlichem Individuum“, erhellt nun sofort, wenn wir daran erinnern, daß auch Kolonien, an deren Kormencharakter niemand zweifelt, solch gemeinsam-einheitlich gewordene Organsysteme aufweisen: alle Individuen der Schwamm- und Korallenkolonie sind durch Kanäle verbunden, und wenn der eine Polyp des Stockes Beute macht, muß seine Darmhöhle den übrigen davon Steuer zahlen.

Auch die Arbeitsteilung, die wir zwischen Geweben und Organen des „eigentlichen“ Individuums bewundern und als Kriterium seiner Einheitlichkeit anzusehen gewohnt sind, greift auf solche Gebilde über, die man längst als hochzusammengesetzte Stöcke anerkennen mußte: die Einzelwesen eines echten Kormus bleiben keineswegs gleichartig, sondern es kommt so weit, daß der aus Organismen zusammengesetzte Stock so aussieht wie ein aus Organen zusammengesetztes Exemplar; und nur seine Entwicklung läßt den Koloniecharakter noch mit Sicherheit erkennen. Die Röhrenquallen (Siphonophoren — Abb. 64) verfügen über Fangpolypen, Tastfäden, Schwimmglocken und Geschlechtsmedusen, — jede davon durch Knospung aus dem Stammpolypen hervorgegangen. Auch festsitzende Polypen besitzen Arbeitsteilung, z. B. Podocoryne carnea (Abb. 65) in Freß- und Geschlechtspolypen, Spiralpolypen, deren keuliges Ende mit Nesselbatterien bedeckt ist, und

Skelettpolypoide (Grobben). Die Einteilung vieler Pflanzenstöcke in Assimilations- und Blütensprosse (besonders charakteristisch bei Jukka und Agaven) ist ebenfalls hier inbegriffen.

Im selben Zusammenhange stehen die verwickelten Geschlechtsverhältnisse der Kolonien. Von voller Getrenntgeschlechtlichkeit des ganzen Stockes („Zweihäusigkeit, Diözie"), wobei ein Stock lauter Männchen oder lauter Weibchen trägt, bis zu voller Zwitterigkeit („Zwitterblüten" der meisten Blumenpflanzen), wobei jedes Individuum hermaphroditisch ist, gibt es alle Übergänge. Die Individuen können getrenntgeschlechtlich, aber Männchen und Weibchen am Aufbau desselben Stockes

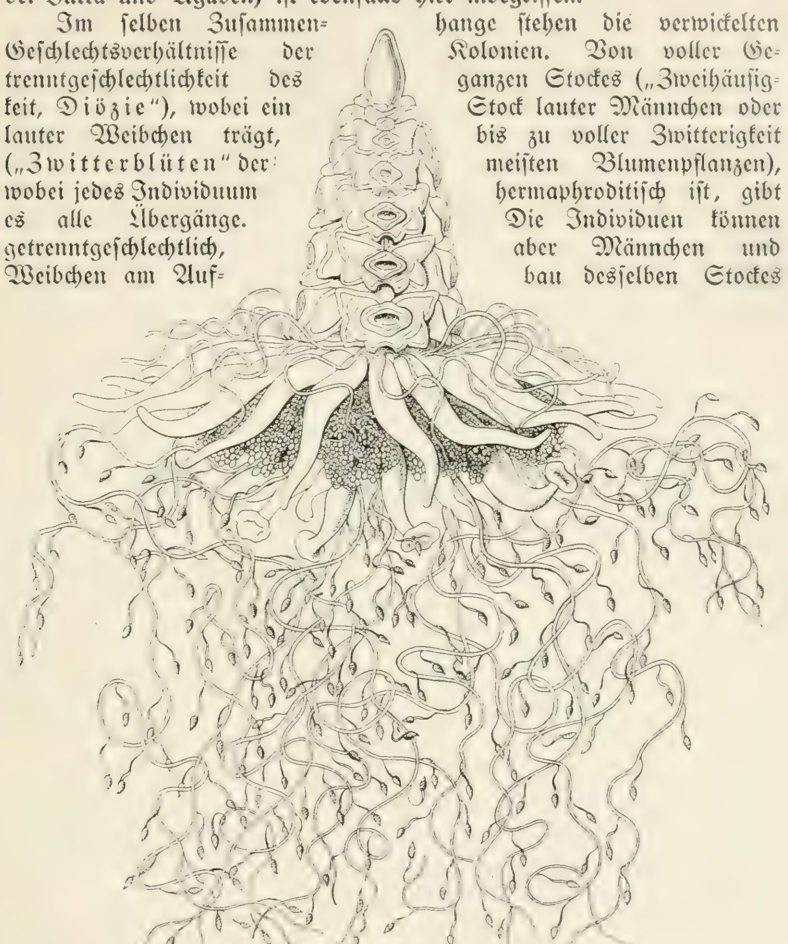


Abb. 64. Staatsqualle (Siphonophore), ganz oben mit Schwimmblase („Pneumatophor"), darunter mehrere Reihen Schwimmglocken, dann Senkfäden, Taster („Gefühlspersonen"), Genitalgemmen („Geschlechtspersonen"), Freßpolypen und Fangpolypen mit Nesselköpfen.
(Nach Haeckel.)

beteiligt sein, so daß doch der Stock, als Ganzes betrachtet, zwitterig ist („Einhäusigkeit, Monözie"); innerhalb dieses Zustandes ergeben sich verschiedenste Kombinationen von Gemischtblütigkeit oder Vielehigkeit: Blütenpflanzen mit Zwitterblüten, die daneben noch rein männliche Blüten tragen, und zwar entweder auf demselben Stock

(„Andromonözie") oder auf anderen Stöcken, die dann rein männlich sind („Androdiözie"); ebenso Pflanzen mit Zwitterblüten, die außerdem rein weibliche Blüten entfalten, wiederum auf gleichem Stock („Gynomonözie") oder auf getrennten Stöcken („Gynodiözie"). Also vielfach abgestufte Geschlechtsverhältnisse, die im Pflanzenreich nur mannigfaltiger und in jeder Kombination häufiger realisiert sind als im Tierreich, wo immerhin die Polypen- und Korallenstöcke ebenfalls in mehreren Formen der Sexualität auftreten. Der räumlichen Komplikation gesellt sich die zeitliche: Stöcke, die abwechselnd Eizellen und Sperma-



Abb. 65. Ein Stock von Hydroidpolypen (Podocoryne carnea). 1 Wurzelausläufer („Stolonen"), 2 Freßpolypen, 2' mit Nahrung im Darmraum, 3 Geschlechtspolypen mit (später losgelösten) Medusenknospen, 4 Skelettpolypoide, 5 Spiralpolypen (am Ende mit Nesselpolster).
(Nach Grobben.)

zellen produzieren, oder die zuerst männlich, dann weiblich sind („Proterandrie") oder umgekehrt („Proterogynie"). Endlich kommt hinzu die Variabilität innerhalb der Art: „metaptotische" Stöcke, die im allgemeinen monözisch sind, aber auch in androdiözischen Exemplaren vorkommen usw.

Den Übergang vom Einzeln- zum Kolonialleben kann bisweilen schon unser grüner Süßwasserpolyp zeigen: es geschieht manchmal, daß die Knospen, ehe sie sich ablösen, selber schon Knospen tragen, ja daß auch diese Knospen zweiten Grades solche dritten Grades treiben (vom Verfasser beobachtet in den Sparbacher Teichen bei Wien). Doch ist hier der Zusammenhang wohl nie lebenslänglich, wie er es bei vielen

marinen Quallen- und Korallenpolypen, bei Meeres- und Süßwasserschwämmen, -moostieren, Seescheiden und Salpen wird. Festsitzende Formen neigen besonders zur Stockbildung, und so ist es nicht zu verwundern, wenn sie im Pflanzenreich noch verbreiteter ist als im Tierreich. Wie das tierische Individuum die „Person", ist das pflanzliche der „Sproß"; und ebensoviele Sprosse (beblätterte Stengel) ein Gewächs besitzt, aus so vielen Individuen baut sich sein Stock auf. Die Gesetzmäßigkeit der Sproßbildung ist dabei eine ganz ähnliche, wie im vorigen Abschnitt ausführlich für den Polypen geschildert, und namentlich ebenfalls von der Gunst innerer Nahrungsversorgung wie von der Aussicht äußeren Nahrungserwerbes abhängig: die „Internodien" (Zwischenstrecken zweier Sproßansätze) sind ein Ausdruck des inneren Ernährungszustandes, — kurz bei gut, lang bei schlecht ernährten Pflanzen; die Blattstellung — wechsel-, gegen-, kreuz- oder wirtelständig — ist ein Symptom der Aussicht auf Nahrungsempfang von außen, denn es sind Stellungen, die ein Mindestmaß an gegenseitiger Deckung und Lichtkonkurrenz anstreben. Wechselständig-zerstreute Blätter mit horizontalen Abständen, die nahe an, aber nicht ganz 180 Grad betragen, und vertikalen Abständen, die, wie gesagt, vom gesamten Ernährungszustand, daher mittelbar ebenfalls vom äußeren Nährmedium (besonders seiner Lichtintensität) abhängen, gleichen sogar bis auf minimale Ziffernbdifferenzen vollkommen den Knospungsverhältnissen des Tieres Hydra.

Neigen festgewachsene Formen am meisten zur Kormenbildung, so sind freibewegliche anderseits nicht davon ausgeschlossen: schwimmende Kolonien gibt es unter den Salpen, Medusen und Würmern. Ein anderer Unterschied als das Prinzip der Koloniebildung selbst ist es, der die Stöcke festsitzender und beweglicher Lebewesen beherrscht und nur für solche freibewegliche, die unmittelbar von sitzenden abstammen (Röhrenquallen, Feuerwalze), sowie für solche festsitzende, die mit freibeweglichen in Generationswechsel stehen (Strobila-Polyp der Quallen, Abb. 67), nicht zu gelten braucht; die sessilen Formen nämlich neigen am meisten zur verästelten („merotomen") Kolonie mit Seitenachsensprossen (Korallen, Quallenpolypen, Sproßpflanzen); die freien Formen dagegen inklinieren zur reihigen („metameren") Kolonie mit Hauptachsensprossen (Kettensalpe, Bandwürmer, manche Lagerpflanzen). Für Erhaltung möglichst ungehemmter Beweglichkeit ist zweifellos das Kettensystem vorzuziehen; auch muß das früher angedeutete Vereinheitlichungsstreben, das zusammengesetzte Individuen mit der Zeit in scheinbar einfache umorganisiert, hier weitergehende Resultate erzielen als dort. Reihenweise Kolonisation kommt in zweierlei Art zustande: entweder jedes Individuum behält die Fähigkeit zur Sprossung; dann erfährt die Kolonie stets Verlängerung, Auseinanderschieben nach zwei entgegengesetzten Längsrichtungen (Faden- und Schwingalgen). Oder nur ein Individuum — in der Bandwurmkolonie der sogenannte „Kopf", in der Salpenkette die „Amme" — besitzt jene Fähigkeit; dann erfährt die

Kolonie ein ständiges Nachschieben in einer einzigen Längsrichtung. Im ersten Falle sind die an den Enden befindlichen Individuen die zuletzt gebildeten der Kolonie, die sich also im räumlichen wie im zeitlichen Sinne des Wortes beiderseits „verjüngt"; im zweiten Falle sind die räumlich letzten Individuen zeitlich die ersten gewesen, nämlich die größten und ältesten, so daß sich die Kolonie nach dieser Seite hin verbreitert, — die jungen finden sich nur hinter „Kopf" und „Amme", als der einzigen Stelle, von der aus neue, kleine Individuen eingeschaltet werden.

10. Generationswechsel

Wir vernahmen soeben vom Bandwurmkopf und der Salpenamme, daß sie die einzigen Individuen ihres Stockes sind, die das Knospungsvermögen behielten. Was aber erhielten die ihnen entsprossenen Nachkommenindividuen? —: die Fähigkeit zur geschlechtlichen Fortpflanzung, zur Erzeugung von Eiern, aus denen wieder neue „Ammen" (dies der allgemeine Ausdruck für die Individuen mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung) hervorgehen. Es wechseln also zweierlei Generationen ab, eine Ammengeneration mit vegetativer und eine Geschlechtsgeneration mit sexueller Fortpflanzung. Diese Form des Generationswechsels („Metagenese") findet sich außer bei Salpen und Bandwürmern namentlich noch bei Quallenpolypen (Abb. 66): die freischwimmende Qualle legt Eier, aus denen sich eine Generation festsitzender Polypen entwickelt; jeder Polyp (Abb. 67) schnürt tellerförmig übereinander gelagerte Knospen (Ephyren) ab, deren jede sich nach

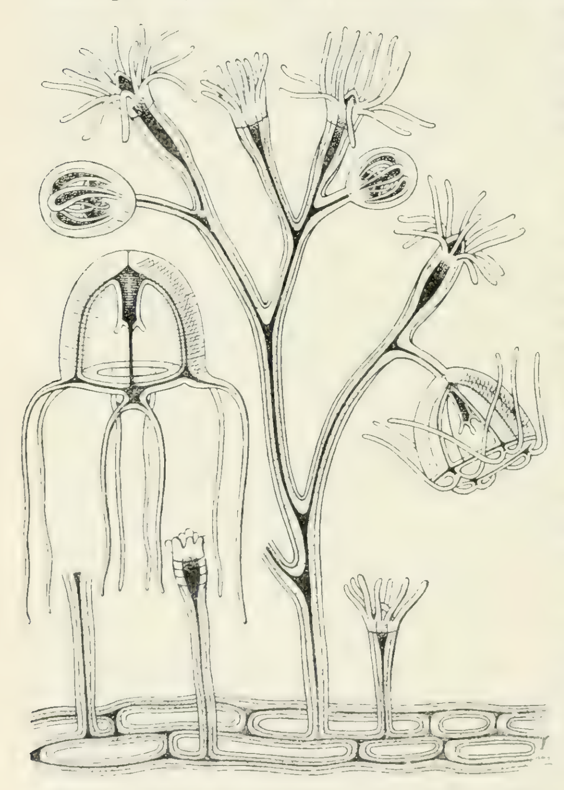
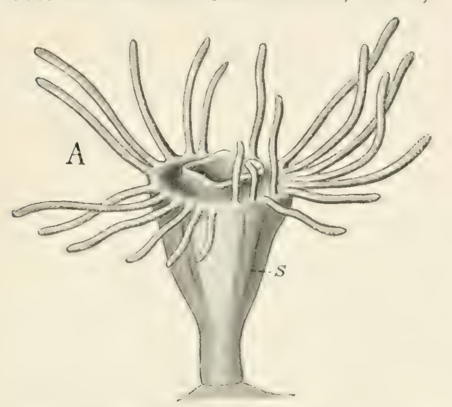


Abb. 66. Generationswechsel und Stockbildung eines Hydroidpolypen (Bougainvillea ramosa): einzelne Knospen des Polypenstöckchens bilden sich zu Medusen (Quallen) aus, — links eine losgelöste Meduse.
(Aus Plates Artikel „Deszendenztheorie" im Handwörterbuch der Naturwissenschaften)

Ablösung als Qualle entpuppt. Das Alternieren geschlechtlich und ungeschlechtlich vermehrter Generationen erfährt nun aber graduelle Komplikationen, indem erst auf mehrere Knospungsgenerationen eine eigebärende Generation zu folgen braucht, oder umgekehrt, oder beides. Auch brauchen weder die einen mit den anderen, noch die einen und anderen untereinander gleichförmig zu sein: die Gegenüberstellung der Salpen zu den Bandwürmern und Quallenpolypen zeigt schon, wie dort die beiderlei Generationen, obwohl



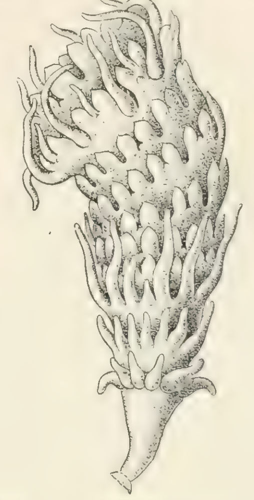


Abb. 67. Links Scyphostoma-Polyp, s die durch die Leibeswand schimmernden, in den Darmraum vorspringenden Leisten („Septen"). — Rechts Strobila-Polyp, durch mehrfache Querabschnürung von Knospen aus der Scyphostoma entstanden. Diese Stücke werden sich vollends loslösen und als Quallen („Ephyren") fortschwimmen.
(Aus Guenther, „Vom Urtier zum Menschen".)

sie sich durch einige Merkmale unterscheiden, doch im großen und ganzen derselben Entwicklungshöhe angehören; hier aber stehen sie im Verhältnis von Larve und Volltier. Bei den Quallenpolypen entspricht die ungeschlechtliche Generation dem Larven-, die geschlechtliche dem Volltierstadium. Noch verwickelter ist es bei manchen Bandwürmern: was zunächst das bisher allein berücksichtigte Verhältnis zwischen „Kopf" und „Gliedern (Proglottiden)" anbelangt, so sind Bau und Funktionen zwar sehr verschieden, aber man könnte nicht behaupten, der eine oder die anderen hätten larvalen Charakter. Wohl aber gibt es bei Taenia coenurus, in noch größerem Umfange bei T. echinococcus blasenförmige Larvenstadien, die sich vegetativ vermehren und dann erst die „Scolices" mit eierstrotzenden Gliedern erzeugen.

Eine andere Form des Generationswechsels, die „Heterogonie", läßt ebenfalls Generationen abwechseln, die sich in bezug auf ihre Fortpflanzung unterscheiden, jedoch durch zweierlei Art von Keimzellenfortpflanzung. Die Fadenwürmer, deren im Freien lebende „Rhabditis"-Generation getrenntgeschlechtlich, deren in Wirtstieren schmarotzende „Rhabdonema"-Generation zwitterig ist, benutzten wir im Abschnitt über

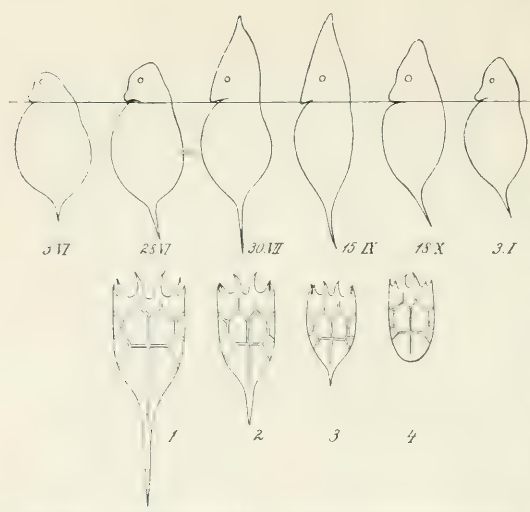


Abb. 68. Zyklomorphosen, obere Reihe eines Wasserflohes (Hyalodaphnia) nach Woltereck, Saisonformen aus den beigefügten Funddaten ersichtlich; untere Reihe eines Rädertieres (Anuraea cochlearis — nur die Panzer dargestellt!), 1 Winter-, 2 Frühlings-, 3 Sommer-, 4 Herbstform, nach Lauterborn.
(Aus Plate, Selektionsprinzip.)

Sexualität zum Nachweise der Zwitterbildung unter dem Einflusse des Parasitismus. Auch einige Beispiele, wo jungfräuliche Generationen mit zweielterlichen abwechseln, haben uns schon als Belegmaterial für Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsverteilung gedient: die Rädertiere (Abb. 68 unten), niederen Krebse (Abb. 68 oben) und Pflanzenläuse (Abb. 69). Übereinstimmend ist hier, daß die warme Jahreszeit hindurch Weibchengenerationen einander folgen, die unbefruchtet entwicklungsfähige Eier („Sommer-“ oder „Subitaneier“) legen, mit kurzer Nachreife oder sofortiger Entwicklung im Brutraum der dann lebendgebärenden Jungfrauen; bei Einbruch der kühlen Jahreszeit werden sie von Weibchen abgelöst, deren Eier („Winter-“ oder „Dauereier“) befruchtungsbedürftig sind, — und da aus einem Teil der Sommereier zuletzt Männchen hervorgingen, so sind nunmehr auch die befruchtenden Geschlechtstiere zugegen. Die Dauereier bieten allen Unbilden der Witterung Trotz und lassen im Frühjahr lauter Weibchen ausschlüpfen, die sich nun wieder parthenogenetisch vermehren. Wofern in unseren Breiten Jahr für Jahr ein solcher Generationswechsel vollzogen wird („monozyklische Formen“), befindet er sich in klarer Abhängigkeit vom Klimawechsel und kann, obwohl durch unablässige Wiederholung bis zu hohem Grade erblich fixiert, durch abweichende künstliche Klimate



Abb. 69. Platanenlaus (Aphis platanoides), a Männchen, b flügelloses eierlegendes, c geflügeltes lebendgebärendes Weibchen. P Begattungsorgan („Penis“), Hr Honigröhrchen.
(Nach Claus-Grobben.)

beschleunigt, verzögert und umgekehrt werden, falls die Einflußnahme weder in der Periode stärkster parthenogenetischer (Frühjahr) noch sexueller Tendenz (Spätsommer, Herbst) einsetzt. Schwieriger zu erklären sind die „polyzyklischen Formen" mit mehr als einmaligem Generationsturnus pro Jahr: denn nicht nur sind sie schwerer abzuändern, sondern es fehlt auch die genaue periodische Parallele in der anorganischen Natur. Trotzdem kann nicht zweifelhaft sein, daß sie ursprünglich äußerlich bedingt waren; gibt es doch selbst bei uns Gewässer, die im Hochsommer vorübergehend austrocknen und die Produktion von dürrefesten „Dauereiern" nötig machen, — sowie im Gebirge und Norden Gewässer, die zu Zeiten, da im Tale und in der gemäßigten Zone Jungfernzeugung in vollem Gange ist, mehrmals gefrieren, wieder auftauen und in der Zwischenzeit die Ablage frostharter „Wintereier" erheischen. — Zu den Heterogonien mit Abwechslung zwischen zwei- und einelterlicher Zeugung kommen nun noch die Gall- und die Blattwespen: bei diesen Abwechslung zwischen je einer doppelgeschlechtlichen und vielen jungfräulichen Generationen; bei jenen nur zwischen je einer Geschlechts- und einer jungfräulichen („agamen") Generation.

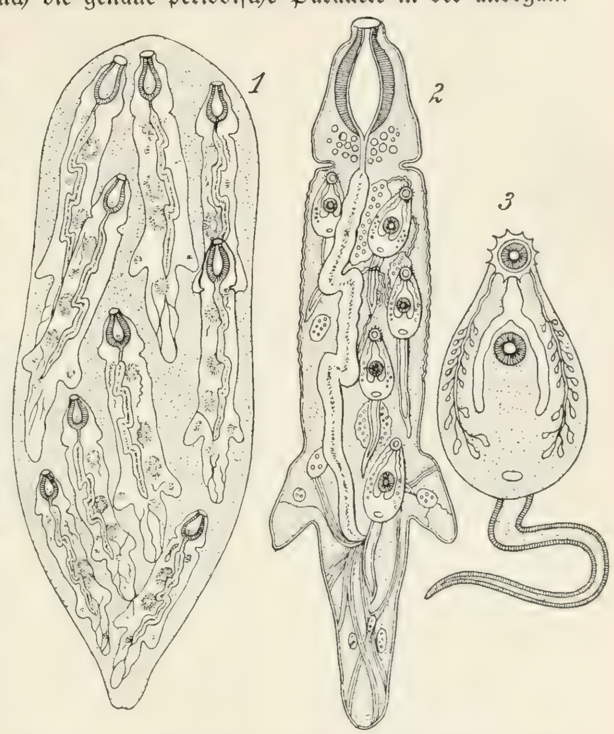


Abb. 70. Entwicklungsformen des Leberegels: 1 Keimschlauch (Sporozyste) mit „Redien", 2 einzelne Redie mit „Cercarien", 3 einzelne Cercarie.
(Nach Csokor aus Hesse-Doflein.)

Eine Geschlechtsgeneration abwechselnd mit einer pädogenetischen treffen wir bei Saugwürmern (Distomum – Abb. 70): in einem Zwischenwirt werden von Keimschläuchen (entweder „Redien" oder „Sporozysten") auf pädogenetischem Wege ohne Befruchtung die „Zerkarien" oder Schwanzlarven der zwitterigen Geschlechtstiere erzeugt, die nach nochmaligem Wirtswechsel in den endgültigen Wirt ein-

wandern. — Im Pflanzenreich schließt sich hier die Heterogenie der Farne an, die gelegentlich des Nachweises der biogenetischen Regel erwähnt wurde und zur Ableitung der Universalität des Generationswechsels gleich nochmals berührt werden muß: teils reingeschlechtliche (heterospore), teils gemischtgeschlechtliche (homospore) Vorkeime liefern die Farnwedel mit ihren Sporen, deren jede ohne Befruchtung einen neuen Vorkeim erzeugt.

Es gibt wohl keine Heterogonie, welche die Form ihrer Generationen unbeeinflußt läßt: verhältnismäßig am geringsten sind die Unterschiede bei Rädertieren und niederen Krebsen, obschon sie auch hier nicht fehlen, indem z. B. die Sommergenerationen der Wasserflöhe längeren Schwanzstachel und höhere Helme besitzen (Abb. 68). Die jungfräulich lebendgebärenden Blattläuse der warmen Jahreszeit sind flügellos; nahe dem Übergang in die Geschlechtsgeneration erscheinen geflügelte Weibchen, aber die eigebärende Generation besteht aus ungeflügelten Weibchen, geflügelten Männchen (Abb. 69). Noch größer ist der Formenreichtum, und dementsprechend komplizierter verläuft der Generationswechsel bei den Rinden- und Wurzelläusen. Ehe wir auf diese Zusammenhänge vom kausalen Standpunkte ausdrücklich zu sprechen kommen, sei noch die bloße Aufzählung wichtiger Generationswechsel beendigt, die uns nun zu Fällen geleitet, wo der Fortpflanzungsmodus aufeinanderfolgender Generationen (außer etwa in jahreszeitlicher Beziehung und Auswahl des Ablageplatzes) nicht verschieden ist, also nicht von Heterogonie und Metagenese gesprochen werden kann: wo aber dennoch die alternierenden Generationen in morphologisch verschiedenen Beständen voneinander abgehoben sind.

Solche Formen des Generationswechsels lehnen sich fast stets dem Klimawechsel an, mindestens indirekt durch Anschluß an dessen klimatisch bedingte Fortpflanzungsperioden, und heißen deshalb Saisonpolymorphismen, — mit Rücksicht auf die unseren Jahreszeiten meist entsprechende Zweiformigkeit Saisondimorphismen. Sie sind im Tier- wie im Pflanzenreich sehr verbreitet und können im Alternieren verschieden aussehender Generationen bestehen (Saisondimorphismus in ursprünglicher Wortbedeutung, „Generations-Saison-Dimorphismus"), aber auch im Alternieren nahe verwandter Spezies („Art-Saison-Dimorphismus") und endlich sogar in jahreszeitlich bedingten Verschiedenheiten desselben Individuums („Persons-Saison-Dimorphismus"); der letztgenannte Fall ist nur insofern den Generationswechseln einzureihen, als es Gewebe und Gewebsprodukte sind, die jahreszeitlich in zyklischer Weise schwanken, — also Wechsel verschieden beschaffener Zellgenerationen. Wir kommen auf notwendige Begriffserweiterungen dessen, was man bisher ausschließlich als Generationswechsel bezeichnete, noch eingehender zurück.

Der Wechsel des nach Menge und Farbe verschiedenen Sommer- und Winterkleides bei Säugern und Vögeln, Hochzeits- und Alltagskleidern bei Vögeln, Reptilien und Fischen gehört dann ebenso hierher

wie die Farbenverschiedenheiten aus überwinterten Puppen geschlüpfter Insektenfrühlingsgenerationen im Vergleiche zu den aus rasch entwickelten Sommerpuppen geschlüpften Herbst- und Sommergenerationen. Das berühmteste Beispiel für Saisondimorphismus ist der Tagfalter Vanessa levana als Winter-, V. prorsa als Sommerform (Taf. IV, Fig. 2a und 2b); hier konnte durch Dorfmeister bei Kühlhaltung der Puppen, aus denen die Sommerform, Warmhaltung der Puppen, aus denen die Winterform zu erwarten war, und Ausschlüpfen der Sommerform hier, der Winterform dort aufs unzweideutigste die ausschließliche Abhängigkeit von der Temperatur erwiesen werden. Ähnliches gilt von dem schwächeren Dimorphismus des Nesselfalters, Kohlweißlings usw., sowie der Florfliege (Chrysopa), deren Sommerfarbe smaragdgrün, deren Herbstfarbe grünbraun und braun ausfällt. — Unter den Pflanzen ist der Saisondimorphismus schon durch das zeitlich mehr oder weniger begrenzte Erscheinen der Blüten und Früchte samt verschiedenen damit in Zusammenhang stehenden Hochblattbildungen in einer Weise gekennzeichnet, die das ganze Landschaftsbild bestimmt; aber auch an den Assimilationsorganen bemerkt man in früher und später Jahreszeit deutliche Form- und Farbverschiedenheiten, vom Verfärben und Abwerfen des Laubes ganz abgesehen: es kommt beispielsweise vor, daß Frühjahrsblätter zweifarbig sind, einen chlorophyllfreien Rand oder ebensolche Streifen besitzen („Panaschierung"), während spätere Blätter einfarbig ergrünen. Diese Fälle gehören dem Persons-Saison-Dimorphismus an, falls die in ihren Fortpflanzungs- und Ernährungsorganen zyklisch veränderten Pflanzenexemplare einheitliche „Individuen" sind; handelt es sich aber um Pflanzenstöcke, um Sproß-„Kolonien", so liegt Generations-Saison-Dimorphismus vor, wobei nur zu bemerken ist, daß die Sproßgenerationen des Stockes (Blattsprosse, Blütensprosse) auf ungeschlechtlichem, vegetativem Wege aus einander hervorgingen. Andere Fälle von „echtem", d. i. Generations-Saison-Dimorphismus nach dem Vorbild des zoologischen Falles Vanessa prorsa-levana, insbesondere solche, bei denen die alternierenden Generationen nicht zu einem Stock vereinigt, sondern räumlich-individuell gesondert sind, habe ich auf botanischem Gebiete nicht finden können. Sonst bietet das Pflanzenreich zahlreiche Fälle des Art-Saison-Dimorphismus dar, so bei Enzianen und Augentrosten, wo z. B. die früh blühende Euphrasia montana mit der spät blühenden E. Rostkoviana abwechselt (v. Wettstein).

Oft tritt P e r s o n s - S a i s o n - D i m o r p h i s m u s als s e k u n d ä r - s e x u e l l e s M e r k m a l auf, beschränkt sich dann aufs Männchen oder ist wenigstens bei ihm viel auffälliger, wogegen das Weibchen jahraus, jahrein ziemlich gleichgefärbt und -geformt bleibt: dies Verhältnis besteht nicht selten beim Erscheinen männlicher P r a c h t k l e i d e r und Brunftcharaktere, so bei Webervögeln, Enten, Eidechsen, Wassermolchen, Fröschen und manchen Fischen. Die jahreszeitliche Abhängigkeit ist bei diesen Nuptialtrachten nur eine mittelbare, weil die klimatischen Einflüsse zunächst die Schwankungen im Wachstum der Keim-

drüsen veranlassen, deren Hormone dann erst ihrerseits die äußeren Veränderungen beherrschen: bei Kastraten bleiben sie aus. Deshalb kann das Kommen und Schwinden hochzeitlicher Attribute und ebenso die Blüh- und Befruchtungsperioden der Pflanzen nur entfernt mit Fällen von der Beschaffenheit der Vanessa levana-prorsa verglichen, daher nur bedingt unter die Saisondimorphismen eingereiht werden.

Ganz abseits davon steht jedoch folgender lehrreicher Fall des Fadenwurmes Leptodora appendiculata: durch Wechsel freilebender und schmarotzender Generationen erinnert er an die früher beschriebenen Rhabditis-Rhabdonema-Formen, unterscheidet sich aber von ihnen durch Unregelmäßigkeit des Wechsels, indem je nach Gelegenheit auch viele parasitische oder freie Generationen aufeinander folgen können. Ein derart fakultativer Generationswechsel im Unterschied vom sonstigen obligaten ist uns nicht so neu wie ein anderes Vorkommnis, das dabei mitunterläuft: die Geschlechtsreife, auch der Parasiten, wird unter allen Umständen außerhalb des Wirtes im Schlamm erwartet: daher kommt es wohl, daß der Fall Leptodora im Gegensatze zu Rhabdonema keine Heterogonie wurde, weil sich die ständig freien und die nur um die Zeit der Geschlechtsreife freien Generationen in ihrer Sexualität und Fortpflanzung gleichen: beide nämlich sind getrenntgeschlechtlich; auch die als Jungstadium schmarotzende Generation ist nicht zwitterig. Dieses Faktum bietet wohl eine gute Bestätigung unseres Befundes, wonach der Parasitismus solcher Fälle den Hermaphrodismus bedinge, das heißt, falls jener zur Zeit der Zeugungsfähigkeit noch andauert und nicht gerade vor deren Eintritt unterbrochen wird. Leptodora bietet vielleicht das Bild einer im Werden begriffenen Heterogonie, wenn die parasitäre Epoche mit der Zeit über die Pubertätsperiode hinaus verlängert werden sollte. Einstweilen steht der Fall außerhalb der übrigen Generationswechsel: und es würde sich vielleicht mit Rücksicht darauf empfehlen, den von Lauterborn für niedere Krebse, Rädertierchen u. dgl. geprägten Ausdruck „Zyklomorphose" als übergeordneten Begriff anzuwenden, der überall paßt, wo eine Formenreihe im Verlaufe des Generationswechsels immer wieder in ihre Ursprungsgestalt zurückkehrt; hier ist dann Leptodora inbegriffen.

Die Übersicht der Generationswechsel gestattet uns jetzt die Frage, wie sie entstanden sein mögen. Am einfachsten zu beurteilen sind die Saisonpolymorphismen, zumal die klimatische Bedingtheit hier zum Teil sogar experimentell erwiesen ist. Schwieriger fällt die Entscheidung bei den Heterogonien, ob die Außenfaktoren zunächst die Form und durch deren Vermittlung die Fortpflanzung, oder ob sie umgekehrt zuerst die Fortpflanzung verändert haben, die dann ihrerseits Formwandlungen nach sich zog; oder ob endlich Körperform und Vermehrung unabhängig voneinander, jedes für sich, von gemeinsamen äußeren Ursachen bestimmt wurden. Es ist sehr möglich, daß alle drei Beziehungen zwischen Außenwelt und der besonderen Art des Generationswechsels sich verwirklichen: die Saisondimorphismen und die Zyklomorphose von

Leptodora zeigen jedenfalls an, daß die Veränderung der Körpergestalt das erste sein kann, noch ohne Konsequenzen für den Zeugungsmodus. Bei der Heterogonie der übrigen generationswechselnden Fadenwürmer hat wahrscheinlich die parasitische Lebensweise bauliche Abweichungen (doppelte Schlundanschwellung mit Zahnapparat in der hinteren), parallel dazu und selbständig auch den Hermaphrodismus geschaffen. Bei den Generationswechseln der niederen Krebse, Rädertiere und Pflanzenläuse scheinen die Gestaltveränderungen ungemein fest mit den Sexualitätsveränderungen verknüpft zu sein, aber welche von ihnen im Verhältnis zur Umwelt die primäre ist, läßt sich kaum angeben. Experimente lassen die Möglichkeit offen, daß jeweils in verschiedenen Sonderfällen beide in dieser tonangebenden Rolle und als Vermittler zur Außenwelt, beide aber folglich auch als sekundäre Folgen der jeweils anderen auftreten können: das eine Mal also würde zuerst die Sexualität umgeschaltet, dann von dieser die gestaltliche Korrelation veranlaßt, ein andermal umgekehrt. — Die Metagenesen erklärt Claus durch Arbeitsteilung, indem die ursprünglich allen Individuen zukommende Fähigkeit ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung auf verschiedene Generationen verteilt und beschränkt wurde: wo die eine der beiderlei Generationen einer Larvenform der anderen gleichkommt (Quallenpolypen), ist es jene, die den vegetativen Vermehrungsmodus beibehält, — ist es die höherentwickelte, die den sexuellen erhält. Unter allen Umständen wird festsitzende und parasitische Lebensweise der vegetativen, von Unterlage oder Wirt wenigstens vorübergehend freie Lebensweise der sexuellen Fortpflanzung günstig sein: so ist auch hier der ursächlich erklärende Anschluß an das Lebensmedium gegeben.

Diese Überlegungen lassen die verschiedenen Arten des Generationswechsels als abgeleitete Spezialerscheinungen ansehen, die sich durch äußere und innere Ursachen aus einem Zustand herausgebildet haben, worin alle Generationen untereinander gleich waren. Unsere letzte Betrachtung darüber hat jetzt der Frage zu gelten: gibt es daneben vielleicht auch einen ursprünglichen (primären) und allgemeinen (aspezifischen) Generationswechsel, der gerade die Gleichmäßigkeit der Generationen als nachträgliche (sekundäre) Erscheinung zur Folge hätte? Um hier klar zu sehen, müssen wir abermals auf die Urwesen als den Urquell biologischer Erklärung zurückgreifen, von denen wir das Abwechseln der Zellteilungs- mit den von Depressionen begleiteten Zellverschmelzungsperioden berichtet und betont haben, daß es gewöhnlich nicht möglich oder leicht ist, eine vegetative Teilungszelle von einer sexuellen Verschmelzungszelle (Gamete) zu unterscheiden, außer man sähe letztere gerade in Kopulation oder Konjugation begriffen. Wo Trennung in Mikro- und Makrogameten durchgeführt ist, sind wenigstens jene ohne weiters zu erkennen, wennselbst diese immer noch nicht von indifferenten auseinanderzuhalten.

Mitunter aber sind vegetativ geteilte und kopulierende Generationen scharf unterschieden: beim Sporentierchen Coccidium Schubergi stellen

erstere sichelförmige „Merozoiten", letztere mit Doppelgeißel versehene Mikrogameten und rundliche Makrogameten vor. Beim Kreidetierchen Polystomella wechseln kleinkammerige Exemplare, in denen sich bald mehrere Zellkerne finden, ab mit großkammerigen Exemplaren und lange behaltenem Hauptkern, was im wesentlichen auf einen Wechsel des Kernteilungstempos hinausläuft, worin die Verlangsamung dem sexuell disponierten Depressionszustand entspricht. Beim Geißelträger Ceratium besteht eine Zyklomorphose, die sich eng an die bei niederen Krebsen und Rädertierchen beschriebene anschließt: langstachelige Formen bis zum Spätsommer, kurzdornige im Herbst, zusammenfallend mit den Epochen häufigster Kopulation. Wenn wir das Alternieren von Teilungs- und Kopulationsperioden als Generationswechsel auffassen, was wir folgerichtig tun müssen, auch wo er gestaltlich nicht so scharf markiert ist wie bei den zuletzt besprochenen Fällen, — und zwar als Metagenese, da es sich um vegetativ und sexuell vermehrte Generationen handelt: so ist nicht allein die Frage nach dem Vorkommen primären Generationswechsels bejahend beantwortet, sondern zugleich noch der Generationswechsel als eine allgemeine Eigenschaft der Lebewesen aufgezeigt: der *Turnus zwischen Wachstums- und Zeugungsperiode*, bei wiederholter Gelegenheit und von verschiedensten Gesichtspunkten aus an Vielzellern und Einzellern als homolog erkannt, ist dann bei höheren und höchsten Lebewesen nichts anderes als ein *Zyklus von sich teilenden und kopulierenden Zellengenerationen.*

Wir werden darüber nur insofern leicht hinweggetäuscht, als beiderlei Zellengenerationen im vielzelligen Verbande der nämlichen Zellenkolonie des gleichen „Individuums" verbleiben: es hat den Anschein, als sei der ganze Zyklus eine einheitliche Generation, während er sich, zellulär genommen, aus vielen Generationen von zweierlei, in reproduktiver Hinsicht grundverschiedener Beschaffenheit zusammensetzt. Der Zeugungskreis, bei welchem die vegetativ und sexuell vermehrten Generationen — seien sie ein- oder vielzellig — im Körper eines einheitlichen „Individuums" oder „Stockes" eingeschlossen erscheinen, führt den Namen „*Hypogenesis*" (Zeugung ineinander): derjenige Zyklus, bei welchem die beiderlei Generationen auf getrennte Individualitäten zerteilt sind, behält den Namen „*Metagenesis*" (Entstehung nacheinander). Ebenso wie es Metagenesen aus Einzelzellen und Zellverbänden gibt, so auch Hypogenesen aus Zellindividuen und zusammengesetzten Organismen.

Wir kennen den Generationswechsel festsitzender Polypen und davon abgeschnürter, eilegender, polypzeugender Medusen: bei manchen Gattungen, so bei der gern mit Einsiedlerkrebsen zusammenlebenden Hydractinia, kommt es nicht zu völliger Abtrennung der Medusengeneration: diese wird also nicht frei, sondern bleibt in Form „*medusoider Gemmen*" an den Geschlechtspolypen haften, — ihre Eier sinken zu Boden und werden sofort wieder zu Polypen. Die groß-

artigste Hypogenesis aber beherrscht sozusagen das ganze höhere Gewächsreich und ist von dem uns gleichfalls schon bekannten Generationswechsel der durch indifferente Sporen vermehrten Farnwedel mit ihren oft sexuell differenten Vorkeimen abzuleiten. Ich wiederhole die Stelle von S. 155 mit einigen Wortveränderungen, wie sie der gegenwärtigen Situation entsprechen: Auch die Blütenpflanzen besitzen getrenntgeschlechtliche Vorkeime, aber sie sind rudimentär geworden und dauernd in die Blütenorgane eingeschlossen. Das Pollenkorn geht in den männlichen Vorkeim über, der als Pollenschlauch die Spermazellen zur Samenknospe hinabträgt; im Embryosack entwickelt sich der weibliche Vorkeim als Nähr-Endosperm, Antipoden und Synergiden mit der Eizelle (S. 213, Abb. 56). — Die Blütenpflanze entspricht also dem Blattwedel der Farne, Embryosack- und Pollenkorngewebe dessen Vorkeim (Prothallium); der Vorkeim ist verkümmert, der Blattwedel hochentwickelt (Taf. I, Fig. 5). Bei den Moosen ist es umgekehrt (Taf. I, Fig. 4): das Moospflänzchen (a) repräsentiert die Geschlechtsgeneration nach Art der Farnprothallien; auf seinem Gipfel entsteht, ohne selbständig zu werden, als „Mooskapsel" (Sporogon, f—k) die dem sporentragenden Farnblatt entsprechende ungeschlechtliche Generation.

Der ursprüngliche und allgemeine Generationswechsel in Tier- und Pflanzenwelt verschmilzt nun noch zu schönstem Einklang nach Besichtigung der Kernschleifenzahlen. Wir wissen, daß die Reduktionsteilung den Bestand an Kernschleifen auf die Hälfte herabsetzt, so daß die Vereinigung der Keimzellen ihn nicht verdoppelt, sondern nur einfach wiederherstellt. Während aber bei den Tieren nur die reifen Keimzellen den halben Kernschleifenvorrat besitzen, ist dieser bei Pflanzen in einer längeren Folge von Zellgenerationen enthalten; die Reduktionsteilung findet eben hier früher statt als knapp vor Erzeugung der kopulationsbereiten Zellen. Bezeichnen wir jetzt (mit Übertragung eines nur fürs Pflanzenreich üblichen Ausdrucks auch aufs Tierreich) die Gesamtheit der Zellen mit halber Chromosomenzahl als „Gametophyt"; die Gesamtheit der Zellen mit voller Chromosomenzahl als „Sporophyt": so sind also im Pflanzenreich beide gewebs-, bei Sporenpflanzen sogar gewächsbildend; im Tierreich dagegen baut nur der Sporophyt einen organisierten Zellverband, während der Gametophyt sich auf die einzeln bleibenden Keimzellen (Gameten) beschränkt. Hier wie dort aber stehen gametophytische und sporophytische Zellen, mögen sie selbständig sein oder nicht, miteinander im perpetuellen und universellen Generationswechsel.

Literatur über Zeugung und Vermehrung:

Bölsche, W., „Das Liebesleben in der Natur". 2 Teile in 3 Bänden. Jena, E. Diederichs, neue Auflage 1911.

Boveri, Th., „Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns". Jena, G. Fischer, 1904.

Caullery, M., „Les problèmes de la sexualité". Paris, E. Flammarion, 1913.

Correns und Goldschmidt, „Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes". Berlin, Gebr. Borntraeger, 1913.
Cunningham, J. T., „Sexual dimorphism in the animal kingdom". London, A. u. Ch. Black, 1900.
Giesenhagen, K., „Befruchtung und Vererbung im Pflanzenreich". Wissenschaft und Bildung VI, Leipzig, Quelle & Meyer, 1907.
Godlewski, E., „Physiologie der Zeugung". In Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. Jena, G. Fischer, 1914.
Goebel, K., „Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen". Biol. Zentralblatt XXX, Nr. 20—22, 1910.
Haeckel, Ernst, „Gonochorismus und Hermaphrodismus. Ein Beitrag zur Lehre von den Geschlechtsumwandlungen (Metaptosen)". Hirschfelds Jahrbuch für sexuelle Zwischenstufen XXX, 3, 1913.
Haecker, V., „Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre". Jena, G. Fischer, 1899.
Halban, J., „Die Entstehung der Geschlechtscharaktere". Archiv für Gynäkologie LXX, Nr. 2, 1903.
Hofstätter, R., „Unser Wissen über die sekundären Geschlechtscharaktere". Zentralblatt für die Grenzgebiete der Medizin und Chirurgie XVI, Nr. 2/3, 1912.
Jost, Ludw., „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie". Jena, G. Fischer, 1904.
Kammerer, P., „Ursprung der Geschlechtsunterschiede". Fortschritte der Naturwissenschaftl. Forschung V, 1—240, 1912.
Kammerer, P., „Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes bei Pflanze, Tier und Mensch". Leipzig, Theod. Thomas, 1913.
Kerner v. Marilaun, „Pflanzenleben". Leipzig und Wien, Bibliogr. Institut, 1891.
Kirchner, „Insekten und Blumen". Leipzig, B. G. Teubner, 1911.
Klengel, Fr., „Die Entdeckung des Generationswechsels in der Tierwelt". Voigtländers Quellenbücher, Bd. 45, Leipzig, ohne Jahreszahl.
Klebs, G., „Über die Fortpflanzungsphysiologie der niederen Organismen". Jena, G. Fischer, 1896.
Loeb, J., „Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies". Berlin, G. Springer, 1904.
Loeb, J., „Untersuchungen über künstliche Parthenogenese". Leipzig, J. A. Barth, 1906.
Marshall, F. H. A., „The Physiology of Reproduction". London-Neuyork, Longmans, Green & Co., 1910.
Morgan, Th. H., „Heredity and Sex". Neuyork, Columbia University Press, 1913.
Steinach, Eugen, „Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Charakteren und weiblicher Psyche". Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie CXLIV, 71—108, Taf. III bis VIII, 1912.
Steinach, Eugen, „Feminierung von Männchen und Maskulierung von Weibchen". Zentralbl. für Physiologie XXVII, Nr. 14, 1913.
Strasburger, Ed., „Zellbildung und Zellteilung". Jena, G. Fischer, 1880.
Strasburger, Ed., „Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenese und Reduktionsteilung". Jena, G. Fischer, 1909.

Tandler und Groß, „Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere". Berlin, J. Springer, 1913.

Teichmann, E., „Fortpflanzung und Zeugung". Stuttgart, Franckh'sche Verlagshandlung, 1907.

Twrdy, K., „Vermehrung und Fortpflanzung im Reiche der Tiere". Leipzig und Wien, F. Deuticke, 1900.

Della Valle, P., „La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico". Neapel, Fr. Giannini & Figli, 1912.

(Vgl. auch die Literatur zum vorhergehenden Kapitel über „Entwicklung", sowie die Schriften von Brehm und Vöchting im IV., von Sachs im V., von Friedenthal im VI., von Delage, Bateson, Goldschmidt und Plate im IX., von Goldscheid, Graff und Guenther im X. Kapitel.)

IX. Vererbung (Heredität)

1. Vererbungstheorien

Eigentlich erst seit Darwin taucht im Schrifttum das Wort „Vererbung“ auf; erst seit Erscheinen des Werkes „Das Variieren der Tiere und Pflanzen“ sah man, daß im Wiedererscheinen elterlicher Eigenschaften bei den Kindern ein Problem liegt. Vor Darwin hatte man in den Vererbungserscheinungen kein besonderes Prinzip, keine selbständige Elementarfähigkeit des Lebendigen erkannt, sondern sie als selbstverständliche Begleiterscheinung der Fortpflanzung behandelt. Lamarck sagt nicht: Die Natur des Individuums „vererbt sich“ auf die Nachkommen, — sondern: sie „erhält sich durch Fortpflanzung“ (se conserve par la génération).

Es soll nicht unangezweifelt bleiben, ob in der Aufstellung eines besonderen Vererbungsproblemes wirklicher Fortschritt gelegen war. Die begriffliche Trennung des Vermehrungsprozesses als solchen von der Merkmalsübertragung war gewiß von großem Vorteil und gestattete das Herausarbeiten unschätzbarer Erkenntnisse, die ohne solche Analyse vielleicht nicht gefunden worden wären. Aber es ging wie so oft in der Wissenschaft: die Vorteile scharfer Analyse gehen zum Teil wieder verloren, weil Synthese ihnen nicht auf dem Fuße folgt; weil Scheidung der Begriffe mit Scheidung von Wesenheiten verwechselt wird. Es ist ein ander Ding, das Wiedererscheinen der Vorfahreneigenschaften gesondert von der Fortpflanzung zu betrachten oder für etwas von der Fortpflanzung Grundverschiedenes zu halten. Mißverstehen des Wortinhaltes „Vererbung“ nimmt für tiefe Wesensgleichheit, was nur oberflächliches Gleichnis ist mit der Hinterlassenschaft äußeren Erbes in menschlichem Privatbesitz; führt zur Verkennung der großen Ununterbrochenheit, in der der Strom des Lebens dahinfließt; verleitet zur Annahme greifbar konkreter, statt bloß denkbar abstrakter Grenzen zwischen Individuum und Keim, Person und Generation, — Schranken, die nur desto schwerer zu überbrücken und verstehen, je weniger sie wirklich vorhanden sind.

So erfahren die guten Seiten der neuen Fragestellung schon bei Darwin eine Verdüsterung, sobald man anfing, für die gesehenen Vererbungsvorgänge eine andere Erklärung zu suchen als diejenige, die schon in genauester Erforschung des Wachstums und seiner Fortsetzung über individuelles Maß hinaus, der Fortpflanzung, gefunden werden mußte. Man kann die Vererbungshypothesen, mit Einschluß des Darwinschen

Erklärungsversuches, einteilen in solche, die alles zur Vererbung Nötige, sämtliche Eigenschaftsanlagen für den Körper, schon im Keime selbst als gegeben annehmen („Präformation"); und in solche, die ein Hinwandern der Anlagen aus allen Körperregionen vermuten, somit einen Aufbau des Keimes aus Keimchen von weit entfernter körperlicher Herkunft („Epigenesis"). Jede von beiden Anschauungen ist einer mehr morphologischen Auslegung teilhaftig geworden, in der die „Keimchen" oder „Anlagen" (Träger der erblichen Eigenschaften) als korpuskuläre Gebilde, als begrenzte Körnchen und Kügelchen auftreten; oder einer mehr chemischen Auslegung, in der sie als Stoffe, am ehesten als Fermente gelten.

Vertreter einer morphologisch-epigenetischen Vererbungsdeutung ist Darwin selber, den man weit mehr den Begründer der Vererbungs- als den der Abstammungslehre rühmen darf. Seine „Pangenesistheorie" fordert die Entsendung je eines Keimchens (Pangens) von jeder Körperzelle für jede Keimzelle: die Keimzellen werden dann von den Pangenen zusammen aufgebaut; jede erhält ein Gesamtsortiment davon in solch lokaler Verteilung, daß jedes Pangen im neuen Individuum am rechten Ort wieder zur homologen Zelle auswachsen muß. — Bei einem Vertreter der chemisch-epigenetischen Hypothese, Cunningham, sind die geformten Pangene durch ungeformte innere Sekrete (Hormone) vertreten, die notwendigerweise (S. 103) von jeder Zelle ausgehen und überall hin verbreitet werden, also auch in die Keimzellen, wo sie die Möglichkeit der Neuentfaltung ihrer Ursprungszellen schaffen. — Auch Hatschek läßt, und zwar nicht bloß von den Zellen, sondern von jedem Biomolekül „kleinste Trümmer oder Splitter sich ablösen", die zunächst als besondere Moleküle im Zellsaft oder der interzellulären Flüssigkeit suspendiert, zuletzt von den Biomolekülen der Keimzellen assimiliert werden und dabei qualitative Zustandsänderungen derselben bewirken. Ausgehend von seiner Theorie der Wachstumsassimilation (S. 115), nimmt Hatschek zweierlei Hauptarten von Lebensmolekülen an: solche, die durch Assimilation das Wachstum, daher auch Vermehrung und Vererbung beherrschen („Generatüle"); und solche, die die übrigen Arbeiten des lebenden Stoffes leisten, Reizempfang und Erregung, Reizleitung und Bewegung, Ernährung und Ausscheidung („Ergatüle"). Die Arbeitsmoleküle können von Wachstumsmolekülen stets aufs neue gebildet werden, wogegen erstere diese Fähigkeit verloren haben; von den Generatülen des Keimes geht beim Wachstum des Individuums Wiederherstellung sämtlicher Ergatüle aus.

Die berühmteste der modernen Präformationstheorien — auf extrem morphologischer Basis — ist die „Determinantenlehre" von Weismann. Mit der Generatüllehre von Hatschek berührt sie sich durch Unterscheidung von zweierlei Sorten lebender Substanz: Keimplasma (entsprechend der generativen Substanz bei Hatschek) in den Kernen, vornehmlich der Keimzellen; und Körperplasma (entsprechend den

ergastischen Substanzen) in den Zelleibern, besonders aller Leibeszellen. Bei Hatschek gilt aber die keimende Substanz als einfachste Form, in der Plasma auftreten kann, — als wahres „Protoplasma", das in allen Kernen gleich ist und erst durch Auswanderung in den Zelleib der mannigfachsten Umwandlung fähig wird; bei Weismann soll sie eine Zusammensetzung aus Iden, Idanten, Determinanten und Biophoren haben — jedes vorausgehende Glied immer das übergeordnete des nächsten —, wonach der Kern als Anlagenbau ebenso kompliziert wäre wie der fertige Organismus als Strukturenbau. Die vormikroskopische „Einschachtelungstheorie", die alle künftigen Menschheitsgeschlechter in Mutter Evas Eierstock verlegte, da im Ei zusammengekauert ein winziges Menschlein hocke, in dessen Eiern wieder je eines usw. in infinitum, hat hier ihre nachmikroskopische Auferstehung gefeiert; Weismann bekämpfte abweichende Ansichten unter anderm mit dem „logischen Gegenbeweis", daß sie „unvorstellbar" seien. Wäre das ein Argument mit dem Anspruch auf wissenschaftliche Geltung, so müßte es in erster Linie auf Weismanns morphologisch-präformistische Lehre zurückfallen. Es war auch nicht die ungeheuerliche Vorstellung der eingeschachtelten geformten Anlagenkomplexe, die ihr zu großem Einfluß verhalf, sondern die ergänzende Lehre von der „Kontinuität des Keimplasmas"; wenn der Keim sich entwickelt, so wird nach und nach je ein Teil des Keimmateriales dazu verwendet, je einen Teil des fertigen Körpers daraus zu formen. Bei dieser immer größere Fortschritte machenden Arbeitsteilung bleibt jedoch eine Portion des ursprünglichen Keimes unverändert: während ringsum mächtig vorwärts strebendes Entwicklungsgeschehen statthat, verharrt jenes letzterwähnte Partikelchen unentwickelt, gleichsam untätig; es bleibt, was es war, — ein Stückchen Keimmaterial. Und aus ihm wird die neue, zur späteren Fortpflanzungstätigkeit bestimmte Keimsubstanz des jungerstandenen Individuums. Auf solche Weise wäre Weismann die beste Erklärung der Vererbung gelungen, die es geben kann: Zurückführung auf Wachstum; wenn er nur nicht von der Ununterbrochenheit auf Unabhängigkeit des Keimplasmas geschlossen hätte, das dem übrigen Körper (Soma) gegenüberstehe wie der Parasit seinem Wirte; „denn wenn das Keimplasma nicht in jedem Individuum wieder neu erzeugt wird, sondern sich direkt von dem des vorhergehenden ableitet, so hängt seine Beschaffenheit nicht vom Individuum ab, in dem es zufällig gerade liegt sondern dieses ist gewissermaßen nur der Nährboden, auf dessen Kosten es wächst; seine Struktur aber ist von vornherein gegeben".

Wie Darwins Pangenesis zu Cunninghams Hormonen- und Hatscheks Generatültheorie, so verhält sich Weismanns Keimplasma- zur „Faktorenlehre" der neuzeitlichen, auf Mendel weiterbauenden „Genetiker": die raumbegrenzten Determinanten werden zu gemischten Stoffen („Faktoren"), die ihre Entmischung und strukturelle Organisation noch nicht im undifferenzierten Keim, sondern erst im ausdifferenzierten Organismus empfangen; oder auch zu Stoffen, die ungemischt im Keime

liegen, um erst später dem Aufbau der komplizierten Verbindungen zu dienen. Johannsen nennt sie „Gene", — abgekürzt aus Pangene, wobei man sich nur merken muß, daß sie hier nicht wie bei Darwin Sendboten aus dem Körper sind, sondern von jeher unverändert und unveränderlich in den Keimzellkernen eingeschlossen ruhen. Vergleichbar den Atomen der relativ wenigen chemischen Grundstoffe, rufen diese „Erbeinheiten" die unendliche Formenmannigfaltigkeit der lebenden Natur hervor, indem sie sich zu immer neuen Verbindungen häufen oder alte Elemente durch Abspaltung rein zur Darstellung bringen; die elementaren Eigenschaften selbst aber seien immer vorhanden gewesen, bleiben immer konstant und täuschen bloß durch ihre mannigfache Koppelung die natürliche Gestaltenfülle vor. Die Starrheit der Vererbung, des ewig Gleichen im Wechsel des körperlichen Geschehens, finde durch dies Hasardspiel der Anlagen, wie es uns namentlich durch die Mendelschen Vererbungserscheinungen vor Augen geführt wird (S. 254 ff.), ihre vollinhaltliche Erklärung.

Die Kritik dieser Anschauungen überlassen wir den Vererbungstatsachen; ehe wir uns dahin wenden, werfen wir noch einen Blick auf die Ansichten derjenigen Vererbungstheoretiker, die den Organismus als Ganzes bei der Vererbung mitwirken lassen und die Scheidung in zwei schroff verschiedene Anteile — Leib und Keim — nicht gelten lassen. Obenan steht hier die „Mneme"-Theorie von Semon, die, auf einem Grundgedanken E. Herings errichtet, die Vererbung durch das allgemeine Gedächtnis der organisierten Materie (S. 66) erklärt. Aber nicht bloß die Vererbung, sondern alle Wiederholungen des Lebens — Übung, Ermüdung, Gewöhnung, Entwicklung — finden damit ihre Einordnung in jenes einheitliche Prinzip; sie alle laufen nach den gleichen Gesetzmäßigkeiten ab, die uns von den Phänomenen des geistigen Erinnerungsvermögens her geläufiger sind. „Das Küchlein," sagt Hering, „welches eben aus seinem in der Brutmaschine gezeitigten Ei schlüpft und dessen sich nun keine fürsorgliche Henne annimmt, pickt trotzdem nach den Körnern, die man ihm vorstreut... Das kann es nicht in der Eischale gelernt haben, das haben vielmehr die tausend und abertausend Wesen erlernt, die vor ihm lebten und von denen es abstammt... Wenn dem Mutterorganismus durch lange Gewöhnung oder tausendfache Übung etwas so zur anderen Natur geworden ist, daß auch die in ihm ruhende Keimzelle davon in einer, wenn auch noch so abgeschwächten Weise durchdrungen wird, und letztere beginnt ein neues Dasein, dehnt sich aus und erweitert sich zu einem neuen Wesen, dessen einzelne Teile doch immer nur sie selbst sind und Fleisch von ihrem Fleische; und sie reproduziert dann das, was sie schon einmal als Teil eines großen Ganzen miterlebte: so ist das zwar ebenso wunderbar, als wenn den Greis plötzlich die Erinnerung an die früheste Kindheit überkommt, aber es ist nicht wunderbarer als dieses."

Einigermaßen verwandt mit der Mnemetheorie, insoferne sie ebenfalls in Erregungszuständen das Entscheidende sucht, welche die reizbare

Substanz treffen und in ihr dauernde Eindrücke, Erinnerungsbilder („Engramme" — Semon) zurücklassen, ist die „Zentroepigenese" von Rignano. Einen anderen Weg geht Eugen Schultz: wir hörten von der Umkehrbarkeit („Reversibilität") mancher Entwicklungsprozesse, wodurch beispielsweise ein hungernder Polyp in ein Stadium gelangen kann, das dem seiner eigenen Eizelle, woraus er herkam, fast gleich ist. Entwicklung aus dem Keim und Rückentwicklung in den Keim sind die Grenzpunkte, zwischen denen der im übrigen und darin beständige Lebensprozeß hin- und herpendelt: ein Zustand maximaler Expansion bezeichnet den Höhepunkt, maximaler Kontraktion den Tiefenpunkt im Wechsel und der Reihenfolge der Generationen. Die einstweilige Schwäche dieser „Involutionstheorie" der Vererbung liegt am fehlenden Nachweis einer allgemeinen und einer wirklichen Umkehr der Entwicklung: Entdifferenzierung ist nicht bedingungslos Rückdifferenzierung; gerade in den noch spärlichen Beispielen vollkommenster Reduktion (Polyp, Planarie, Seescheide, Clavellina — S. 122) beruht sie darauf, daß nach und nach die Gewebe vorgeschrittenster Spezialisierung zerstört werden, bis nur mehr niedrigste Stufen übrigbleiben. Das ist etwas anderes als Rückkehr sämtlicher Strukturen in den unstrukturierten, doch neuerdings strukturierungsfähigen Zustand.

Die Zahl der Vererbungstheorien ist Legion; und wenn Drelincourt 262 Ansichten über Geschlechtsbestimmung aufzuzählen vermochte, so würde eine ähnliche Zusammenstellung hinsichtlich der Vererbung vielleicht nicht kärglicher ausfallen. Wir beschränkten uns hier auf die einflußreichsten oder verheißungsvollsten, — zugleich geeignetsten, in der uralten Streitfrage: „Präformation oder Epigenesis" und deren moderner Fortsetzung „Vererbung angeborener oder auch erworbener Eigenschaften" die lang ersehnte Austragung herbeizuführen. Für unseren Teil müssen wir uns der zuletzt erwähnten Gruppe anschließen, die den Organismus als zusammengehöriges Ganzes betrachtet und daher weder eine „Übertragung" noch einen „Mosaikbau" anzunehmen gezwungen ist. Für die Schlußentscheidung wird jede Detailauffassung jener Theoriengruppe ihren wichtigen Beitrag bereit haben.

2. Vererbungssubstanz

Unser Wissen über diejenigen Plasmen, welche die Weitergabe der Vorfahreneigenschaften auf die Nachfahren vermitteln, muß immer noch enge an die bloßen „Theorien" angereiht werden: denn Sicheres ist trotz gewaltiger Fortschritte der mikroskopischen und experimentellen Technik nicht ermittelt worden. Eines kann mit größter Wahrscheinlichkeit herausgehoben werden: eine eigene „Vererbungssubstanz" gibt es nicht, sondern diese ist identisch mit der Wachstums- und Zeugungssubstanz. Wo ist nun das „Keimplasma" zu finden? Wenn ich diesen Ausdruck gebrauche, so gilt er nicht im Weismannschen Unabhängigkeitssinne, sondern dem einer ständig empfangenden und gebenden

Wechselwirkung zum „Funktionsplasma" des Körpers. Und da fallen uns förmlich ungerufen Stoffe ein, die zu gewissen Zeiten als fließenden Kristallen ähnliche Stücke im Zellkern sichtbar werden: die während der Teilungsphase als scharf umschriebene „Chromosomen" auftretenden färbbaren Kernsubstanzen.

Fragen wir nach Gründen, die uns bestimmen, gerade im Chromatin die vererbende Keimsubstanz zu vermuten, so braucht die Antwort nur Bekanntes zusammenzufassen: 1. Die feststehende Zahl der Chromosomen innerhalb der Art; 2. ihre konstante Anzahl in allen Körperzellen des Individuums; 3. Reduktion dieser Zahl auf die Hälfte bei Samen- und Eireifung (S. 193, Abb. 46 und S. 194, Abb. 47); 4. Herstellung der Stammzahl bei Befruchtung (S. 196, Abb. 49, Detail 6 und 15; S. 195, Abb. 48, Detail 6); 5. Längsspaltung der Chromosomen bei Zellteilung (S. 177, Abb. 42), wodurch genaueste Aufteilung der Anlagen ermöglicht ist, deren Längsanordnung sich wegen besserer Raumausnützung eher denken läßt als Queranordnung.

Die einzige Teilung, bei der die Chromosomen nicht gespalten, sondern als ganze Stücke in zwei Halbpartien den Tochterzellen zugeführt werden, — die Reduktionsteilung ist zugleich Quelle der Veränderlichkeit unter den Nachkommen: während Zwillinge, die aus demselben Ei stammen (S. 131), einander zum Verwechseln gleichen, u. a. meist demselben Geschlechte angehören, sind normale Geschwister bei aller sonstigen Ähnlichkeit deutlich voneinander verschieden. Einige bekamen mehr vom Vater, andere von der Mutter mit, noch andere besitzen Merkmale beider Eltern in ungefähr gleichem Verhältnis. Auf Grund unserer Kenntnisse über Reduktion und Befruchtung — Kenntnisse, die wir nebst vielen anderen namentlich van Beneden, Boveri, Bütschli, Fol, O. Hertwig, Strasburger und Sutton danken — ist jene Erscheinung durch das Verhalten der Chromosomen ohne weiteres zu erklären. Wir wissen, daß bei Befruchtung zwei Sortimente von Chromosomen — das mütterliche und väterliche Sortiment —, die bis auf etwaige Geschlechtschromosomen (S. 195, 196, Abb. 48, 49) in Zahl, Größe und sonstigem Gesamtaussehen übereinstimmen, in der Stammzelle für den neuen Organismus zusammenkommen. In diesem Bestande, der von der Stammzelle infolge Längsspaltung jedes Chromosoms an alle Zellen des Individuums weitergegeben wird, ist also jedes Stück doppelt vertreten; das geht so weiter bis zu derjenigen Teilung, aus der die reifen Keimzellen des Nachkommen zwecks Aufbau der Enkelgeneration hervorgehen sollen: mithin bis zur nächstfolgenden Reduktionsteilung. In der Äquatorialplatte (S. 177, Abb. 42 E) dieser Teilungsfigur stellen sich die Chromosomen so auf, daß je zwei und zwei gleichartige — je ein väterliches und ein mütterliches — dicht aneinander zu liegen kommen („Konjugation der Chromosomen").

In diese Doppelreihe schneidet jetzt die Teilungsfurche ein, so daß von einander gegenüberstehenden Chromosomen jedesmal das eine links,

das andere rechts in die Tochterzelle (reif gewordene Keimzelle) hineingedrängt wird. Die Keimzellen empfangen demnach je ein vollständiges Chromosomensortiment, worin jetzt jedes Stück nur einfach vertreten ist. Man darf sich aber jene Aufstellung in Reih und Glied, welche die säuberliche Aufteilung ermöglicht, nicht so vorstellen, als ob alle dem Vater entstammten Chromosomen etwa links, alle der Mutter entstammten rechts zu stehen kämen. Wäre dies (wie de Vries geglaubt hat) stets der Fall, dann würde die Reduktionsteilung dieselben Gruppen voneinander trennen, die bei der vormaligen Befruchtung zusammenkamen, und dann wäre eine viel geringere Mannigfaltigkeit unter den Nachkommen möglich, als sie tatsächlich oft beobachtet wird. Die Chromosomenkonjugation muß deshalb so gedacht werden, daß es unter sonst gleichen Bedingungen dem Walten des Zufalls überlassen bleibt, ob links und rechts lauter oder vorwiegend oder gleichviele väterliche und mütterliche Chromosomen Platz genommen haben. Der einfache, vollzählige Chromosomenbestand, den die dazwischen eingreifende Teilungsebene in die Keimzellen schiebt, ist deshalb meist aus väterlichen und mütterlichen Elementen in ganz verschiedenem Verhältnis gemischt; und wenn fremde Keimzellen zur Befruchtung zusammentreten, wird erst recht ein neues Mischungsverhältnis ausgetauschter Chromosomen in den Stammzellen hergestellt, aus denen jetzt eine junge Generation erwächst.

3. Vererbungstatsachen

a) Vererbung angeborener Eigenschaften

Die eben auseinandergesetzte Verteilungsweise der Chromosomen bei Reduktion und Befruchtung spiegelt sich im Vererbungsschicksal derjenigen Eigenschaften wider, die von den Elternindividuen selbst schon mit auf die Welt gebracht waren. Um recht einfach und deutlich zu sein, nehmen wir an, daß *jedes Chromosom Träger nur je einer erblichen Eigenschaft* sei; daß jede Eigenschaft, die wir am entwickelten Exemplar bemerken, durch je ein Chromosom in dessen Keimzellen repräsentiert werde. An der Richtigkeit dieser Überlegung ändert sich nichts, wenn nach mancher Ansicht in jedem Chromosom mehrere Eigenschaftsanlagen stecken, — vielleicht ebensoviele, als es Querglieder, vielleicht sogar ebensoviele, als es bei stärkster Vergrößerung Körnchen erkennen läßt; wir abstrahieren eben von allen Anlagen, die außer der einen noch an dasselbe Chromosom gekettet sind, und begleiten nur die einzige Anlage auf ihrer an das Chromosom gebundenen Wanderschaft.

Führen wir nun eine praktische Kreuzung, etwa mit Bateson und Punnett, zwischen schwarzen und weißen Hühnern durch (Abb. 71). Es ist gleichgültig, ob wir eine schwarze Henne und einen weißen Hahn nehmen oder umgekehrt. Beispielsweise also wäre ein Chromosom im Ei der schwarzgefiederten Henne der Anlagenträger für „schwarze Farbe"; das entsprechende Chromosom im Samenfaden eines weiß-

federigen Hahnes wäre der Träger für „weiße Farbe“. Nun kommen diese zwei Chromosomen in einer Stammzelle zusammen und erzeugen einen Mischling (Bastard), der in unserem Falle blaugraue Federn bekäme. Der Farbenmischling wird geschlechtsreif, seine Keimmutterzellen bereiten sich zur Reduktionsteilung vor: nun stehen das Chromosom für „Schwarz“ und jenes für „Weiß“ einander gegenüber; ersteres kommt in die eine, letzteres in die andere reife Keimzelle. Der Bastard erzeugt



Abb. 71. Blaues Andalusierhuhn (Mitte), entstanden aus Kreuzung von schwarzem (rechts) mit weißem Huhn (links).
(Nach Plates Vererbungslehre, verdeutlicht.)

sohin, trotz seines Mischlingscharakters, nur reinrassige Keimzellen, zur Hälfte solche mit der Anlage (dem Chromosom) für „Schwarz“, zur anderen Hälfte solche mit der Anlage (dem Chromosom) für „Weiß“.

Dieser Bastard ist ja aber nicht das einzige Kind seiner ungleichfarbigen Eltern, sondern besitzt wohl eine Anzahl Geschwister, ebenfalls lauter blaugraue Bastarde, die gleichfalls lauter reinrassige Keimzellen bilden. — Was geschieht, wenn solche Geschwister sich untereinander paaren? Es gibt vier Möglichkeiten: 1. Eine „schwarze“ Eizelle (d. h. ein Ei mit dem Chromosom für „Schwarz“) wird von einer „weißen“ Samenzelle (d. h. einer solchen mit der Anlage für „Weiß“) befruchtet, —

in diesem Falle entsteht wieder ein blaugrauer Bastard; 2. eine „schwarze" Samenzelle befruchtet ein „weißes" Ei, — auch im jetzigen Falle entsteht ein ebensolcher Bastard; 3. ferner kann eine „schwarze" Eizelle von einem „schwarzen" Samenfaden befruchtet werden, — dann entsteht, weil zwei Chromosomen mit dieser Anlage zusammenkamen, ein reinrassig schwarzes Huhn, das der Großmutterhenne in bezug auf Farbe gleich ist; 4. endlich kann eine „weiße" Eizelle von einer ebenso „weißen" Samenzelle befruchtet werden, — dann entsteht, gleich dem Großvater Hahn, ein reinrassig weißes Huhn.

Ist kein besonderer Grund vorhanden, weshalb die eine oder andere dieser vier Möglichkeiten öfter oder seltener eintreten sollte — also unter gleichbleibenden Lebensbedingungen —, so werden sie sich alle gleich häufig verwirklichen: das heißt, es werden ebensoviele rein weiße und rein schwarze Hühnerenkel vorhanden sein, und, da hierfür zweierlei Kombinationen gegeben sind, ebensoviele Farbbastarde als Reinfarbige zusammen. — Das ist in der Tat ein Ziffernverhältnis zwischen Bastarden und Reinrassigen, welches nicht nur im eben herangezogenen Beispiel, sondern bei allen Rassenkreuzungen von Mendel entdeckt, von de Vries, E. v. Tschermak und Correns wiederentdeckt wurde: in der Kindergeneration lauter in bezug auf das herausgegriffene Merkmal gleiche Mischlinge, in der Enkelgeneration 50% gemischtrassige Exemplare („Heterozygoten") und je 25% reinrassige Exemplare („Homozygoten") der beiderlei wieder entmischten Ausgangsrassen. Selbstverständlich werden letztere, wenn nur mit ihresgleichen gepaart, auch in der Urenkelgeneration usw. keine anderen als reinrassige Nachkommen liefern; bei den Mischlingen dagegen muß sich, wenn sie ingezüchtet werden, die Aufspaltung in $^1/_4$ Reinrassige jeder Stammrasse (z. B. $^1/_4$ weiße und $^1/_4$ schwarze Hühner) und $^1/_2$ Gemischtrassige (z. B. blaugraue Hühner) stets wiederholen.

In dem von uns benutzten Beispiele nahm das Merkmal der Bastarde zwischen den Merkmalen der reinrassigen Eltern die Mitte ein, und zwar in Form gleichförmiger Mischung der reinen Merkmale („Intermediäre Vererbung"): Weiß mal Schwarz gleich Grau. Andere Beispiele von derselben Beschaffenheit sind: Wunderblume (Mirabilis Yalapa), — weißblühende mit rotblühenden Exemplaren geben rosablühende, deren Nachkommen sich in $^1/_4$ rot-, $^1/_2$ rosa-, $^1/_4$ weißblühende spalten (Taf. II, Fig. 1); ferner das Gartenlöwenmaul (Antirrhinum majus), elfenbeinfarbene mit rotblühenden geben rosablühende mit gleicher Aufspaltung. Braunrote mit weißen Rindern geben hellrote Kälber usw. — Die Mischung braucht aber keine gleichförmige zu sein, sondern der Bastard kann die elterlichen Merkmale in lokal begrenzter Abwechslung rein zur Schau tragen („Partikuläre Vererbung"): Schwarz mal Weiß gleich Schwarz-Weiß-Scheckig. Der Kartoffelblattkäfer Leptinotarsa multitaeniata (Grundfarbe von Flügeldecken und Halsschild weißlich) erzeugt mit seiner var. rubicunda (Flügeldecken und Halsschild rötlich) Blendlinge mit rötlichem Hals-

schild und weißlichen Flügeldecken; deren Inzucht erzeugt 1/4 typische multitaeniata, 2/4 gescheckte Blendlinge und 1/4 var. rubicunda an Enkelkäfern. Gewisse Bohnenrassen mit einfarbiger Samenschale erzielen Nachkommen mit zweifarbiger Samenschale. Die Scheckung ist hier eine räumliche, so daß beide Merkmale gleichzeitig zu sehen sind; bei Kreuzung einer braunvioletten mit einer gelben Gartenschirkelschnecke (Lang) ist sie eine zeitliche: die ersten Windungen des Bastardgehäuses sind gelb, die letzte (größte) Windung wird braunviolett. Was wir hier „zeitliche Scheckung" nennen, erklärt uns die häufige Erscheinung, wobei ein Kind zuerst frappant dem Vater, dann zunehmend der Mutter ähnlich ist oder umgekehrt; der Wechsel kann auch ein mehrmaliger und unentschiedener sein.

Mischung oder Scheckung bekommen wir, wenn die helle Farbe — und erscheine sie als reines Weiß — immerhin Farbe ist, d. h. durch einen besonderen, wenn auch nur spärlichen oder sehr lichten Farbstoff vertreten war. Weiß erscheint uns aber auch, was keinerlei Farbstoff enthält, also Körper oder Teile davon, die farblos sind. Man vergegenwärtige sich das Aufeinanderlegen zweier Glasplatten: die eine blau, die andere milchweiß oder hellgelb, — die blaue wird getrübt oder ins Grünliche verfärbt. Legt man aber die blaue über eine durchsichtige Fensterscheibe, so bleibt sie blau wie zuvor. So ergeht es auch bei tierischen und pflanzlichen Farbstoffen, wenn sie in Rassenmischung mit Mangel an Farbstoffen („Albinismus") zusammentreffen: Farblosigkeit beruht wohl hier auf Fehlen der entsprechenden Anlage in den Chromosomen der weißen Rasse. Das klassische, von Mendel selbst gefundene Beispiel ist die Kreuzung zweier Erbsenrassen, einer rot- und einer reinweiß blühenden: die Bastarde sind allesamt nicht vom Elternexemplar mit dem positiv vorhandenen Merkmal zu unterscheiden, blühen also tiefrot. In der nächsten Generation (die man bei manchen Pflanzen durch Selbstbestäubung, also der vollkommensten, reinste Resultate liefernden Inzucht, gewinnen kann) sind hinwiederum die reinrassig-positiven Enkel nicht von den Mischlingen auseinanderzuhalten: nämlich 1/4 der Enkel blüht satt rot, weil die Entmischung eingetreten ist, 1/2 blühen rot, weil sie eben Mischlinge mit vollständiger Deckung („Dominanz") des negativen Merkmals sind; und das restliche Viertel blüht weiß. Statt dreier wohlunterschiedener Formen im Verhältnis 1 : 2 : 1 sind nur zwei zu sehen im Verhältnis 3 : 1. Aber das reinrassig-rote Enkelviertel erzeugt ausschließlich rein-rote Urenkel; die beiden gemischtrassig-roten Enkelviertel spalten wieder in 3/4 rote und 1/4 weiße auf; in ihrem erblichen Benehmen sind sie also trotzdem zu unterscheiden, und die Verschiebung des Zahlenverhältnisses ist nur eine scheinbare.

In diesem zuletzt besprochenen Beispiel dominiert demnach Anwesenheit eines Merkmals — es braucht durchaus nicht immer „Farbe" zu sein — über seine Abwesenheit („Alternative Vererbung"). Das anwesende Merkmal heißt demzufolge dominant (oder, wenn auch nicht streng gleichbedeutend, „epistatisch"), das abwesende rezessiv (oder

„hypostatisch"). Die alternative oder ausschließende Vererbung umfaßt den einfachsten und zugleich recht häufigen Fall der Mendelschen Regel, wofür folgende weitere Belege gegeben seien (vgl. auch S. 270, Abb. 74): 1. Farbe: rotblühendes Gartenlöwenmaul mit schneeweiß blühendem (ist besonders lehrreich, weil rotes mit gelblichweißem, wie vorhin erwähnt, nach der gemischten Vererbung geht), — Rot dominiert über Weiß; graue Hausmaus mit weißer, — Grau dominant über Weiß; schwarzes Meerschweinchen mit seinem Albino, — Schwarz dominant über Weiß. 2. Form: wieder das Meerschweinchen, — rosettenartig gestellte Haare dominieren über glattgestrichene; Hund, — krumme Dachsbeine dominant über gerade; Kanarienvogel, — Kopfhaube dominiert über glatten Kopf; Brennessel, — gesägter Blattrand dominant über ganzrandigen; Lichtnelke und Levkoje, — behaarte Blätter über nackte; Kohl, — krause Blätter über glatte; Stechapfel, — stachelige Früchte über ungestachelte; Erbse und Mais, — pralle Samenschalen über runzelige. 3. Größen: Linse und Erbse, — hoher Wuchs über Zwergwuchs; Nachtkerze, — langer Griffel über kurzen. 4. Funktionen: Haushuhn, — hohe Eierproduktion über geringe; Pferd, — Trabgang über Paßgang; Bilsenkraut, — Zweijährigkeit über Einjährigkeit. 5. Krankheiten: Weizen, — Empfänglichkeit für Getreiderost dominant über Giftfestigkeit; Löwenmaul und Pelargonie, — Chlorophyllgehalt über Mangel an Chlorophyll (nicht lebensfähige „Aurea-Varietäten"); Mensch, — Farbenblindheit und Taubstummheit meist rezessiv gegenüber dem gesunden Zustand. 6. Chemische Zusammensetzung: Mais, — hoher Wasser- und Stärkegehalt der Körner dominant über niedrigen.

Die Regelmäßigkeit, womit das anwesende Merkmal über seine Abwesenheit dominiert, hat Bateson zur „Presence-absence-Theorie" ausgebaut. In folgenden Fällen stimmt sie aber scheinbar nicht: niedriger Eiweiß-, Fett-, Asche- und Rohrzuckergehalt ist beim Mais dominant über hohen; kurze Haare sind bei Hund und Meerschweinchen dominant über lange; Einfarbigkeit dominiert über Streifenzeichnung bei Langs Kreuzung der einfarbig gelben mit der schwarzgebänderten Gartenschnecke, u. a. m. — Bleiben wir bei letztgenanntem Beispiel, so fehlt vermutlich im Chromosomenbesitz der einfarbigen Schnecke nicht einfach die Anlage für Bänderung, sondern dem Chromosom für Bänderung in der gestreiften Rasse entspricht ein Chromosom in der ungestreiften Rasse, welches einen die Zeichnungsentwicklung hemmenden Stoff enthält. Man dürfte dann nicht sagen: Bänderlosigkeit dominiert über Bänderung; sondern der Hemmungsfaktor, welcher das Auftreten der Bänderzeichnung vereitelt, dominiert über die Abwesenheit dieses selben Hemmungsfaktors. Bevor genauere Untersuchungen fehlen, klingt die Auslegung etwas gekünstelt, und man wird besser tun, einstweilen auf Ableitung einer bestimmten, allezeit gültigen Dominanzregel zu verzichten.

Es wird sich empfehlen, jetzt, nachdem wir die Hauptschemen der Vererbung angeborener Eigenschaften in der Bastardzüchtung kennen

gelernt haben, die Mendelschen Regeln behufs Festigung des Verständnisses nochmals sozusagen algebraisch abzuleiten: wir stehen vor der Aufgabe, zwei Rassen miteinander zu kreuzen, und lenken unsere Aufmerksamkeit auf ein bestimmtes Merkmal, das unter anderen bei unserem Pärchen verschieden ist. Wir bezeichnen die Anlage der betreffenden Eigenschaft des Vaters (oder der Mutter) mit A, die entsprechende, hiervon abweichende Anlage der Mutter (oder des Vaters) mit a. Alle Kinder sind unvermeidlich aus Aa oder aA zusammengesetzt; die nächste Generation beweist, daß diese beiden, vorläufig vereinigten Eigenschaftsanlagen sich bei einem Teil der Enkel wieder zu trennen vermochten. Sie sind also nicht, wie man früher glaubte, eine unlösbare Vermengung eingegangen, sondern haben sich, wie es bei ihrer Gebundenheit an bestimmte Kernelemente nicht gut anders sein kann, ohne gegenseitige Beeinflussung nur aneinandergelegt. Sie können sich wieder separieren, folglich auch in beliebiger Kombination neuerdings zusammenfinden: laut Wahrscheinlichkeitsrechnung sind für die möglichen Paarungen AA, Aa, aA, aa gleiche Chancen vorhanden. Da haben wir bereits das verlangte Verhältnis von einem reinrassigen Enkel mit dem Merkmal A (in seinen Zellen durch zwei Chromosomen AA vertreten), einem reinrassigen Enkel mit dem Merkmal a (in seinen Zellen durch zwei Chromosomen aa vertreten) und zwei gemischtrassigen Enkeln mit beiden Merkmalsanlagen (die repräsentativen beiden Chromosomen A und a sind verschieden veranlagt). Der von uns an zweiter Stelle betrachtete Fall völliger Dominanz unterschied sich von den übrigen nur dadurch, daß überall, wo A (wenn dies die Anlage fürs positive Merkmal sei) dabei ist, nur A sichtbar wird, weil es a (die Anlage fürs negative Merkmal) bis zur Unkenntlichkeit verdeckt.

Sehen wir zu, was herauskommt, wenn wir einen Bastard mit einem reinrassigen Exemplar rückkreuzen: Aa mit aa oder Aa mit AA. Nehmen wir nur ersteres an; es handle sich also z. B. um Kreuzung eines Farbbastards, der die dominante Farbe allein oder mit der anderen in Mischung oder Scheckung trägt, und des reinrassigen weißen Individuums. Dann lauten alle möglichen Anlagenkombinationen Aa, aA, aa, aa: und da sie bei gleicher Chance ungefähr gleich oft realisiert werden müssen, so bekommen wir in beliebig vielen aufeinanderfolgenden Generationen — so oft nämlich dieselbe Kreuzung wiederholt wird — immer annähernd ebenso viele Mischlinge wie Reinrassige. Doch dies Seitenschema kennen wir schon (S. 191): in der Form Wm $\times$ mm oder Mw $\times$ ww lernten wir es als Schema kennen, nach welchem sich höchstwahrscheinlich die Vererbung des Geschlechtes vollzieht. Dort sahen wir auch schon (S. 195, Abb. 48, und S. 196, Abb. 49), daß sich ein Männchen Mw oder ein Weibchen Wm vom jeweils anderen Geschlechte anlagengemäß dadurch unterscheidet, daß es zweierlei Keimzellen in gleicher Menge hervorbringt: je nachdem 50 % weibchenerzeugende und 50 % männchenerzeugende Samenfäden oder ebensolche Eier. Wir nannten es deshalb das „digametische“ Geschlecht; das andere,

weil's nur einerlei Keimzellen hervorbringt, hieß das „monogametische" Geschlecht. Wir dürfen diese Bezeichnungen jetzt ruhig mit den für Rassenkreuzungen üblichen identifizieren: indem wir das Geschlecht als Rassenmerkmal auffassen oder doch berechtigterweise damit vergleichen, wäre Mw und Wm das heterozygotische Geschlecht oder der Geschlechtsbastard, mm oder ww das homozygotische oder reinrassige Geschlecht. Der Ausdruck „mono-" und „digametisch" betont die Gleichartigkeit bzw. Ungleichartigkeit der von einem Lebewesen hervorgebrachten Keimzellen (Gameten); der Ausdruck „homo-" und „heterozygotisch" legt den Ton darauf, daß ein Lebewesen, dessen befruchteter Keim (Zygote) aus Verschmelzung gleich- bzw. ungleichartiger Keimzellen hervorgegangen ist, dementsprechend in jeder Zelle gleich- oder ungleichartige Chromosomen birgt.

Wir setzten bis jetzt voraus, daß die von uns gezüchteten Pärchen sich nur in einer Eigenschaft (sogenanntes mendelndes Merkmalspaar oder „Allelomorph") unterschieden; daß also nur eines von den Chromosomenpaaren, die in der den Bastard liefernden Stammzelle zusammenkommen, verschiedenwertig sei („Monohybriden"); diese Voraussetzung ist natürlich rein theoretisch, bedeutet praktisch nichts anderes als das willkürliche Herausgreifen eines solchen Eigenschaftspaares aus vielen anderen, die ebenfalls nicht übereinstimmen („Polyhybriden"). Denn es lassen sich wohl keine zwei Exemplare irgendeiner Tier- oder Pflanzenrasse — und seien sie nächste Blutsverwandte — denken, die nicht in weit mehr als einer Beziehung der Farbe, Form, Funktion, in sonstigen körperlichen und psychischen Kennzeichen voneinander abweichen. All diese elementaren Eigenheiten oder Erbeinheiten vererben sich unter normalen Verhältnissen selbständig und voneinander unabhängig; jede kann sich mit jeder anderen im selben Individuum vereinigen, aber jede kann sich auch auf ein anderes Individuum verteilen. Betrachten wir hierzu noch je ein zoologisches und botanisches Beispiel für Dihybriden (Bastarde, die sich in zwei Merkmalspaaren unterscheiden), und zwar der Einfachheit wegen solche mit kompletter Dominanz.

Lang kreuzte die gelbe, ungebänderte Form der Hainschnirkelschnecke mit der roten, gebänderten Rasse. Rot ist dominant über Gelb, Bänderlosigkeit über Bänderung: die Kindergeneration ist durchweg einfarbig rot. Jeder von diesen Mischlingen bildet vier Sorten von reinrassigen Keimzellen in durchschnittlich gleicher Zahl: $^1/_4$ rote gebänderte (d. h. mit den Anlagen für „Rot" und „Gebändert"), $^1/_4$ rote ungebänderte, $^1/_4$ gelbe gebänderte, $^1/_4$ gelbe ungebänderte. Bei der Befruchtung entstehen 16 verschiedene Stammzellenkombinationen von beiläufig gleicher Frequenz; infolge totaler Dominanz von Rot über Gelb, Einfarbigkeit über Zeichnung lassen sich aber äußerlich nur vier Formen unterscheiden, und zwar unter je 16 Schnecken neun rote ungebänderte, drei rote gebänderte, drei gelbe ungebänderte und eine gelbe gebänderte Schnecke. Nur die letzte ist so reinrassig, daß sie bei Inzucht mit ihresgleichen fortan lauter gelbe und gebänderte Hainschnecken liefern würde; alle

übrigen sind Heterozygoten, die bei ihrer Weiterzucht in zwei bis vier Typen aufspalten würden. — Correns kreuzte blaukörnigen, runzeligen Mais mit weißkörnigem, glatten (Taf. II, Fig. 2). Die erste Nachkommengeneration trägt, da Glatt über Runzelig und Blau über Weiß dominant ist, Fruchtkolben mit lauter blau-glatten Körnern. Die zweite Nachkommengeneration trägt Fruchtkolben, auf denen von 16 Körnern immer neun blau-glatt, drei blau-runzelig, drei gelb-glatt und eines gelb-runzelig ist; besonders instruktiv ist hier die Verteilung der vier Körnertypen auf ein und demselben Fruchtkolben. — In diesen beiden Beispielen war jede der gekreuzten Rassen im Besitz je eines dominanten und rezessiven Merkmals; damit wir sehen, daß es keinen Unterschied macht, beschreiben wir noch einen Fall, wo die eine Rasse im Besitze beider dominanter, die andere im Besitze beider rezessiver Merkmale ist; Mendel kreuzte eine Erbsenrasse, deren Samen kantig sind und grünes Eiweiß haben, mit einer anderen, deren Sameneiweiß gelb und deren Samenform rund ist. Die Mischlinge reifen Samen von runder Form mit gelbem Eiweiß. „Aus 15 solcher Samen wurden die Pflanzen gezogen; die nächste Generation, also die entstehenden Samen, boten folgende Kombinationen: von den 556 Samen waren 315 rund mit gelbem Eiweiß, 101 kantig mit gelbem Eiweiß, 108 rund mit grünem Eiweiß und 32 kantig mit grünem Eiweiß." Also auch hier recht genau das theoretisch zu erwartende Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1; es ist noch zu beachten, zu welchem Überblick wir kommen, wenn wir in diesen komplexeren Beispielen bloß eines von den Merkmalspaaren herausgreifen. Wie verhalten sich im letzten Exempel bei der Enkelgeneration die runden zu den kantigen Samen? Oder im vorigen die glatten zu den runzeligen Körnern? Im vorvorigen die roten zu den gelben Schnecken? Allemal wie 12 : 4 oder gekürzt wieder wie 3 : 1. Und dasselbe gilt für das zweite Merkmalspaar.

Man ließ sich die Mühe nicht verdrießen, auch drei und mehr allelomorphe Eigenschaftspaare in der Kreuzung zu verfolgen: bei Trihybriden (drei Merkmalspaare) gibt es in der Enkelgeneration schon 64 verschiedene Kombinationen im Verhältnis von 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1. Bei Heptahybriden (sieben Merkmalspaare) 16348 Kombinationen, die selbst bei vollständiger Dominanz in 128 verschiedenen Formen auftreten, worunter nur eine einzige, die ohne Aufspaltungen reinrassig weiterzüchtet.

Der Leser mag hier fragen, wie es kommt, daß zur Erforschung der Vererbung angeborener Eigenschaften immer mit Rassenkreuzungen gearbeitet wird: warum stets Bastardzucht zweier Rassen, warum nicht Reinzucht derselben Rasse? Die Antwort lautet: bei Reinzucht sehen wir nichts, als daß die beobachtete Eigenschaft bei sämtlichen Nachkommen die gleiche bleibt; daraus läßt sich keine Gesetzmäßigkeit ableiten. Zur Erlangung besserer Aufschlüsse bedürfen wir zweier Eigenschaften, die sich bei unseren Zuchtobjekten deutlich voneinander abheben; erst aus ihrem gegenseitigen Verhalten, wie wir es beschrieben, werden

die Wege der Vererbung offenbar. Solch distinkte Eigenschaften treffen wir vorzugsweise bei verschiedenen, doch nahverwandten Rassen: das ideale Material wären Rassen, die sich nur in einem oder wenigen Merkmalspaaren unterschieden, während alles übrige streng gleichartig wäre; wie betont, gibt es zwar völlige Gleichheit der im Zuchtverlaufe unberücksichtigten Teile nicht, aber bei nahestehenden Rassen sind die Verschiedenheiten doch so gering, daß wir sie vernachlässigen und die Rassen theoretisch als übereinstimmend ansehen dürfen bis auf das gewählte markante Abzeichen, wovon im Vorhergehenden viele Beispiele zur Kenntnis gebracht wurden. Deswegen glaube man aber ja nicht, daß unscheinbare Divergenzen, wie sie sich bei Individuen derselben Rasse, ja sogar bei Geschwistern reinster Rasse vorfinden, nach anderen Grundsätzen vererbt werden: daß sie die Klarheit des Bildes nicht stören, — darauf kam es den Erforschern der Vererbungsgesetze an; war aber Klarheit einmal geschaffen, so konnte man die Feststellung nachholen, daß die geringfügigsten individuellen Züge sich als mendelnde Erbeinheiten benehmen. Mit je einem zoologischen und botanischen Beispiel belegen wir jenes Faktum, woran man außerdem sieht, wie leicht solch minimale, besonders gradweise Abstufungen geeignet waren, Verwirrung zu stiften.

Nilsson-Ehle kreuzte zwei Weizenrassen mit roten und mit weißen Körnern; die der ersten Mischlingsgeneration sind hellrot, die der zweiten zeigen alle möglichen Abstufungen des Rot, und unter je 64 Körnern befindet sich nur ein weißes. Da man erwarten durfte, daß die Enkelgeneration nur dreimal so viel rote wie weiße Körner enthalten werde, und zwar dunkel- zu hellroten zu weißen im Verhältnis von 1 : 2 : 1, — so schien die Mendelsche Regel hier eine Ausnahme zu erleiden. Genauere Analyse ergab aber, daß man nicht, wie zu vermuten war, mit einem, sondern mit drei Merkmalspaaren gearbeitet hatte: nämlich mit drei unabhängigen Anlagen für Dunkelrot, Mittelrot und Hellrot, deren jede zur Abwesenheit des Rot, d. i. Weiß, ein richtiges Allelomorph bildet. — Beim pflanzlichen Organismus, der so viele Sämlinge zeitigt, konnte jener Nachweis, das „Nilsson-Ehlesche Prinzip", ohne weiteres gelingen. Damit die empirisch gefundenen Ziffern mit den theoretischen einigermaßen übereinstimmen, ist eben stets eine größere Menge von Nachkommen erforderlich: unmöglich kann sich die Mendelsche Regel auf die zufällig gerade geborenen Exemplare beziehen, sondern selbstredend auf die Gesamtheit vorhandener Keimzellen; je zahlreichere von ihnen zur Erzeugung junger Individuen aufgeboten werden, desto größer die Wahrscheinlichkeit, daß Mendelsche Zahlenverhältnisse herauskommen. Im Pflanzenreich ist diese Forderung viel leichter erfüllbar als im Tierreich; was hilft es, wenn etwa eine von fremdem Hengst belegte Stute nur drei Fohlen wirft, worin nicht einmal das einfachste Häufigkeitsverhältnis (3 : 1) zum Ausdruck gelangen könnte; abgesehen davon, daß selbst bei dem hierzu notwendigen Minimum von vier Jungen die Wahrscheinlichkeit nicht größer als $^1/_4$ der Fälle wäre, daß gerade die seltenste Kombination (das Rezessiv) sich bereits darunter befände.

Müssen wir schon von den Monohybriden eine größere als diese Minimalmenge, sagen wir etwa ein Dutzend Nachkommen, beanspruchen, damit regelrecht auf drei Dominante ein Rezessiv entfällt, so wächst das Erfordernis bei Polyhybriden in einer Weise, die von Tieren — und besäßen sie die sprichwörtliche Fruchtbarkeit des Kaninchens — schwer zu erfüllen wäre; zwar sehen wir in mendelistischen Züchtungen meist Tiere mit starker Vermehrung, wie Ratten, Mäuse, Meerschweinchen, Kaninchen, Hühner u. dgl., verwendet; immer jedoch besteht Gefahr, daß namentlich die selteneren Kombinationen, obschon im Keimzellenvorrat in richtigem Prozentsatze vorhanden, ungeboren bleiben.

Das gilt denn auch für eine durch Castle bekannte Kaninchenzüchtung, die wahrscheinlich durch das Nilsson-Ehlesche Prinzip ihre befriedigende Aufklärung findet, anfangs jedoch als Ausnahme von der Mendelschen Regel dastand. Die Kreuzungsprodukte aus lang- und kurzohrigen Kaninchenrassen haben nämlich durchweg halblange Ohren, gehorchen also der intermediären Vererbung; die Enkel aber scheiden sich nicht in lang-, halblang- und kurzohrige, sondern tragen ebenfalls mittellange Ohren, ebenso alle Urenkel usw. Analog verläuft die Vererbungsweise der Mulatten, der grauen Mischlinge aus schwarzer und weißer Menschenrasse, und der meisten Bastarde zwischen verschiedenen Arten und Gattungen der Tiere und Pflanzen, — nur unter Rassen also stellt sie die Ausnahme dar. Die mendelistische Erklärung dieser Fälle wird nun dadurch ermöglicht, daß die im übrigen konstant zwischenstehenden Bastarde untereinander eine abgestufte Variabilität zeigen. So haben die Kaninchenblendlinge mit mittellangen Ohren nicht auch durchweg gleichlange Ohren, sondern die einen etwas längere, die anderen etwas kürzere, — ohne Länge und Kürze der reinrassigen Ausgangsformen zu erreichen. Wenn nun, in Analogie mit der Kreuzung rot- und weißkörniger Weizenrassen, nicht Kurzohr und Langohr Elementareigenschaften darstellen, sondern Kurzohr, längeres Ohr, noch längeres Ohr, längstes Ohr: dann hätten wir keine Mono-, sondern Trihybriden vor uns, die von der Enkelgeneration in komplizierten prozentualen Werten aufgespalten werden müßten. Sogar in so vielköpfigen Geburten, wie sie das Kaninchen liefert, könnten dann die extremeren Anlagenzusammensetzungen sehr wohl ungeboren bleiben, — von Mulatten und Artbastarden, deren Fruchtbarkeit ohnehin eine herabgesetzte zu sein, bei Tieren sogar meist nicht bis zur Erzeugung einer lebensfähigen Enkelgeneration zu führen pflegt, ganz zu schweigen.

Vom aufmerksamen Leser erwarte ich eine weitere Frage: Warum wird bei Mendelzüchtungen stets Inzest getrieben? Warum verwendet man nicht andere Familien gleicher Rasse zur Weiterzucht? Warum züchtet man p ä r c h e n w e i s e und beläßt nicht sämtliche Nachkommen gleicher Abstammung beisammen? Diese „R a m s c h z u c h t" war vielfach die Methode der Züchter vor Entdeckung der Mendelschen Regel; zudem glaubte man, den schädlichen Folgen der Inzucht zeitweise durch Zuführung frischen Blutes begegnen zu müssen, während man heute

weiß, daß gesunde Rassen zu wissenschaftlichen Zwecken in genügend vielen Generationen ingezogen werden dürfen, ohne daß Abnahme der Fruchtbarkeit und andere Degenerationserscheinungen sich sogleich in fühlbarem Maße häufen. — Daß aber ohne pärchenweise Familienzüchtung die Mendelschen Regeln nicht aufgefunden worden wären, belege ich am besten gleich mit einem Exempel.

Mac Cracken kreuzte bei Blattkäfern schwarze mit hellen Exemplaren (Taf. III, Fig. 1 b a): meist sind erstere dominant (D), und wenn alle Nachkommen im selben Zuchtkäfig bleiben, so daß sie sich beliebig paaren, so sind nach wenig Generationen keine Rezessiven (R) mehr zu sehen, sondern der ganze Bestand besteht aus dominanten, also schwarzen Käfern. Mac Cracken schloß daraus auf eine von Generation zu Generation verstärkte Dominanz. Przibram bestätigte zunächst das tatsächliche Ergebnis durch Rattenkreuzungen und erklärt es dann folgendermaßen. Es gelangen bei solcher Kulturart, wenn man die reinen RR entfernt, neben den DR und RD in der Enkelgeneration auch die DD-Exemplare mit diesen zur Kopulation, und die Kombinationen dieser drei Formen ergeben neben vier DD, zwei DR und zwei RD bloß ein RR, also bei der äußerlichen Gleichheit der ersten drei Kategorien 8 D : 1 R. Die Urenkelgeneration weist also das Verhältnis von 8 D : 1 R, die Ururenkelgeneration von 15 D : 1 R auf usw., die nte Generation das Verhältnis von $(n^2 - 1)$ D : 1 R. Einer derartigen künstlichen Ramschkultur gleichen nun aber die Paarungsbedingungen der freien Natur, wo die abweichend und meist auffälliger, heller gefärbten Rezessive von Feinden vernichtet, nicht selten von ihren Artgenossen ausgestoßen und getötet werden: die exzeptionelle Seltenheit gewisser Rezessive, wie z. B. der weißen Mäuse, des sprichwörtlichen „weißen Raben" und in der Poesie als Traumphantasma verewigten „weißen Hirsches", findet so ihre Erklärung, während dieselben Rezessive, Albinos oder sonstige erbliche Abnormitäten selbstredend durch wählende Inzucht der Domestikation augenblicks in größeren Mengen gewonnen werden können.

Unter den vielen Verschleierungen, hinter denen sich doch immer nur die einfachen Mendelschen Gruppierungen verbergen, ist noch die „Kryptomerie" (E. v. Tschermak) oder der „Kreuzungsatavismus" erwähnenswert. Schon Darwin legt Gewicht auf die Tatsache, daß Mischprodukte gewisser extrem verschiedener Taubenrassen, z. B. der schwarzen Barb- und weißen Pfauentaube, das blaugraue, schillernde, auf den Flügeln doppelt quergebänderte Federkleid der wilden Felsentaube tragen, von der alle Haustauben abstammen. Besonders frappierend wirkt dieser Anblick, wenn zwei derartige Rassen, die beide ein schneeig weißes Gefieder haben und bei Reinzucht in allen Nachkommen auch behalten, bei Bastardzucht zur vielfarbigen Ahnenform zurückschlagen, wie dies durch Bateson und Punnett vom weißen Seidenhuhn in seiner Kreuzung mit weißen Hühnern anderer Rassen festgestellt wurde. Gleiches bietet die Kreuzung bestimmter weißblühender, für sich allein samenbeständiger Sorten der „spanischen Wicke" (La-

thyrus odoratus — Taf. II, Fig. 3): ihre Mischsämlinge blühen purpurn wie die wilde sizilianische Stammpflanze, die Enkelsämlinge purpurn, rot und weiß im Verhältnis von 27 : 9 : 28. Dies läßt auf 64 Kombinationen eines Trihybriden schließen, dessen gewohnte Aufspaltung 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1 irgendwie verdeckt sein muß. Die von Bateson und Miß Saunders gefundene, mit nebensächlichen Abänderungen für alle derartigen Kreuzungsrückschläge gültige Erklärung lautet dahin, daß jede Sorte Farbkomponenten enthält, die an sich farblos bleiben und nur, wenn mit der anderen Sorte vermengt, die Farbenreaktionen hervorrufen, — etwa so (um einen von Lang gebrauchten Vergleich zu wiederholen), wie farblose Kaliumjodidlösung mit farbloser konzentrierter Sublimatlösung einen roten Quecksilberjodidniederschlag ergibt. Wir hätten in unserer Wickenkreuzung drei Merkmalspaare: Fähigkeit zur Bildung eines roten Farbstoffes — Fehlen dieser Fähigkeit; Fähigkeit zur Bildung eines Rot in Purpur sättigenden Farbstoffes — Fehlen derselben; Bildung eines die Farbreaktion auslösenden Enzyms — dessen Fehlen. Daß unter je 64 Wicken 28 weiß blühen, versteht man unter der Voraussetzung, daß in je einer der sonst verschieden aussehenden Gruppen das Enzym vorhanden ist, aber der rote und der Sättigungsfaktor fehlen; oder der rote Faktor vorhanden, aber nicht das Enzym zu seiner Sichtbarmachung; oder der Sättigungsfaktor, aber ebenfalls ohne das Enzym usw., und im Rest keine dieser Anlagen. Damit ist die ungewöhnliche Aufspaltung auf ihre Norm zurückgeführt.

Es geht daraus hervor, daß äußerlich gleiche Rezessive (in unserem Falle Albinos) keineswegs gleichwertig sind: obwohl sie untereinander niemals einen Nachkommen erzeugen, der nicht abermals ein reines Rezessiv ist, tragen sie Spuren ihrer Abstammung in sich, die sie bei Kreuzung mit anderen Rassen zur Geltung bringen. Mit solchen „kryptomeren" Erscheinungen hängt es zusammen, daß z. B. eine weiße Ratte, die als Rezessiv aus einer Kreuzung von Albino- und wildfarbener grauer Ratte hervorging, wenn ihrerseits mit einer grauen Ratte gepaart, unter 16 Enkeln 12 graue und 4 weiße liefert, — also die einfachste Mendel-Spaltung von 3 : 1; entstammte aber die weiße Ratte als Rezessiv einer Kreuzung von Albino- und schwarzer Nigrinoratte, so befinden sich unter je 16 ihrer Enkel nur 9 graue und 4 weiße, die übrigen 3 sind schwarz. Die vier weißen sind in erblicher Beziehung abermals ungleichwertig: aus Wiederholung ihrer Anpaarung mit grauen Ratten geht hervor, daß drei nochmals die Spaltung in graue, schwarze und weiße wie 9 : 3 : 4 ergeben und nur die letzte als einziger wirklich reiner Albino die monohybride Spaltung von Grau und Weiß wie 3 : 1.

Unser Wissen über Vererbung angeborener Eigenschaften läßt sich nach alle dem mit dem Satz beschließen, daß in diesem Bereiche die Mendelsche Regel mehr ist als bloße Regel: ihre Anwendbarkeit auf sämtliche erblich festsitzende Rasseneigenschaften, wo immer wir in die mitspielenden Elementareigenschaften richtigen Einblick haben, stempelt

sie hier zum ausnahmsfreien Vererbungsgesetz. — Das erste Beispiel, woraus wir es ableiteten, betraf eine Kreuzung schwarzer und weißer Hühner, deren unmittelbare Nachkommen, die sogenannten „Andalusier“, blaugrau aussehen: diese Farbe ist ein Novum, — sie erscheint demjenigen, der solche Kreuzungen noch nie gesehen hat, als neues Merkmal. So steht es in allen Fällen intermediärer Vererbung; aber auch bei alternativer Vererbung gibt es so etwas, sobald zwei Merkmalspaare in Aktion treten: die blauen, glatten Maiskörner, die aus Kreuzung weiß-glatter und blau-gerunzelter hervorgingen; ebenso das weißrunzelige Maiskorn, welches unter je 16 Enkelkörnern derselben Kreuzung auftritt, erscheinen uns als „Neuigkeiten“.

Jedoch wir wissen genau, daß es sich nur um neue Kombinationen, Aufbau und Abbau uralter, gleichgebliebener Erbeinheiten („Gene“, „Faktoren“) handelt, um bloß scheinbar neue Eigenschaften, nicht um wirkliche Neuerwerbungen. Die Vertreter der extrem mendelistischen Richtung glauben nun allerdings, daß es Novitäten der letztgenannten Art überhaupt nicht gibt; denn wennschon ein Individuum im Laufe seines Lebens etwas bis dahin noch nicht Dagewesenes annimmt, so sterbe es mit dem Ende seines Lebens, gehe aber nicht in den Besitz der Generationen über. Die gesamte Vielgestaltigkeit der Lebewesen sei daher aus dem von freier Mischungs- und Trennungsfähigkeit beherrschten Würfelspiel verhältnismäßig weniger Grundanlagen abzuleiten. — Diese Behauptung bedeutet den Verzicht auf die Lehre, wonach alle Tiere und Pflanzen sich aus einander und letztlich aus Urwesen entwickelt haben: bis in den Beginn des 19. Jahrhunderts glaubten die Naturforscher, die tierische und pflanzliche Art sei unveränderlich; durch Lamarck, Darwin, die übrigen Begründer und Ausbauer der Abstammungslehre, wurde jene Ansicht zwar endgültig widerlegt, aber die orthodoxen Mendelianer ersetzen den Glauben an die Unveränderlichkeit der Art durch den an die Unveränderlichkeit der Anlagen. Bleibt dadurch der einzelnen Art eine gewisse, alltäglich beobachtete Modulationsfähigkeit gewahrt, so reicht sie doch nicht zur Abzweigung ganzer Familien, Klassen und Stämme aus einander: behielte die Neu-Mendelsche Schule recht, so müßte die Abstammungslehre aufgegeben, der stolze Bau naturwissenschaftlicher Gedankenarbeit des letztverflossenen Jahrhunderts zu gutem Teile eingerissen werden! Wir wollen sehen, wie die Vererbungstatsachen damit in Einklang stehen.

b) Vererbung erworbener Eigenschaften

Werden Puppen des Nesselfalters (Taf. IV, Fig. 8a) Frosttemperaturen ausgesetzt, so liefern sie Schmetterlinge, die im Vergleich zu normalen düsterer gefärbt und reichlicher schwarz gezeichnet sind (b, c), — die Männchen stärker als die Weibchen. Ein Teil der Nachkommen (d) ist abermals verdüstert, trotzdem sie bei normaler Temperatur aufgezogen wurden. Dies ist der klassische Versuch von Standfuß; im

Gegensatz hierzu erreicht Schröder beim Stachelbeerspanner die erbliche, auch hier am Männchen stärker als am Weibchen ausgeprägte Schwärzung durch heiße Aufbewahrung der von normal hellfarbigen Faltern abstammenden Puppen. Die interessante Erfahrung, daß entgegengesetzte Extreme derselben äußeren Lebensbedingung, z. B. Frost und Hitze, Nässe und Dürre, den gleichen Abänderungseffekt erzielen, steht hier keineswegs vereinzelt da, — wir sind ihr schon bei chemischen Einwirkungen der inneren Sekretion (S. 169) begegnet.

Also gibt es doch eine „Vererbung erworbener Eigenschaften"? —: wurde doch eine Eigenschaft, die bei den Zuchtexemplaren, mit denen wir unsere Beobachtungen beginnen, noch nicht in dieser Weise vorhanden, also nicht angeboren und selbst schon vererbt war, frisch angenommen — noch dazu künstlich aufgezwungen — und trotzdem ohne Weiterwirkung des verursachenden Faktors sofort auf die nächstfolgende Generation übertragen! Nach Weismann und seinen Anhängern, sowie nach der Mendelistischen Schule ist das noch lange kein Nachweis für echte Erblichkeit erworbener Eigenschaften; denn es lassen sich gegen eine in diesem Sinne gefaßte Deutung der beschriebenen Zuchtversuche folgende Einwände geltend machen:

1. Es handelt sich um direkte Beeinflussung der Keimzellen („Parallelinduktion"): derselbe äußere Reiz, der in einer uns wahrnehmbaren Weise nur einen begrenzten Körperabschnitt, z. B. die Flügelfärbung eines Schmetterlings, verändert, dringt durch alle Körperschichten auf direktem, „elementar-energetischem" Wege, ohne erst einer vermittelnden, „erregungs-energetischen" Reizleitung („somatischen Induktion") zu bedürfen, bis zu den Keimstoffen vor und legt dort für die nächste Generation potentiell dieselbe Veränderung an, die der Reiz aktuell zugleich am Körper des jetzigen Elternexemplares durchführt. — Das bedeutet insofern eine Ausschließung des Vorganges aus dem Bereiche der Vererbungserscheinungen, als die Keimzellen darin nicht mehr als Gewebe der jetzt lebenden, sondern bereits als jüngste Entwicklungsstufe der folgenden Generation gelten: nicht das mütterliche Organ, sondern schon der kindliche Organismus ist es, der die Eigenschaft erwirbt, — und sie ist folglich für ihn kein ererbter, sondern selbsterworbener Besitz.

2. Es handelt sich um Rückschlag (Atavismus): der Kältereiz im Versuche von Standfuß hat keine neue Eigenschaft hervorgerufen, sondern nur eine alte auferstehen lassen; die Nesselfalter der Eiszeit sind nämlich jedenfalls auch schon dunkelfarbig gewesen. Daß die Dunkelfärbung im Schröderschen Versuch durch Hitze entstand, muß dem nicht widersprechen: es ist die gleiche Schwärzung, die das eine Mal durch Kälte, das andere Mal durch Hitze ausgelöst werden kann, nämlich beide Male (nach Schuckmann) durch Stehenbleiben auf einer sonst im Puppenstadium überholten Durchgangsstufe, also Entwicklungshemmung. Hätte es diluviale Hitzeperioden gegeben, wie es Kälteperioden gab, so wäre am Endergebnis nichts geändert worden.

3. Es handelt sich um Zuchtwahl (Selektion): nicht alle behandelten Puppen ließen verdunkelte Falter auskriechen, ein Teil blieb normalfarbig. Zur Nachzucht wurden aber selbstverständlich diejenigen herangezogen, an denen die Bemühung erfolgreich gewesen war, — kein Wunder also, wenn sie ebenfalls schwärzliche Nachkommen hatten! Im Zusammenhang mit dem vorigen Einwand, wonach die Schwärzung nichts Neues, überhaupt keine „erworbene" Eigenschaft sei, ist demnach die Zuchtwahlwirkung für das Gesamtergebnis ausreichend. Aber müssen nicht damals, in jener fernen Eiszeit, unsere Schmetterlinge ihre Fähigkeit, bei jedem Bedarf schwarz zu werden, zum ersten Male erworben haben? — Gewiß, aber auch damals nicht durch direkte Wirkung der Kälte, sondern durch indirekte der Zuchtwahl: da dunkle Farben die vorhandenen Wärmestrahlen besser ausnützen, blieben immer nur jene Falter am Leben, die ein wenig dunkler waren als ihre Genossen, und diese Bevorzugung konnte sich im Laufe vieler Generationen summieren. —



Abb. 72. Feuersalamander (Salamandra maculosa), Haltung auf gelbem Boden: 12. V. 03 dunkel ausgewähltes junges Exemplar zu Beginn des Versuches, daneben dasselbe Tier am 23. V. 07; 20. V. 08 einjähriger Nachkomme des vorigen; 22. V. 12 derselbe vier Jahre später.
(Nach Kammerer.)

Wir lassen diese drei Haupteinwände einstweilen zu Recht bestehen, ohne Gegeneinwände zu machen, die mit Rücksicht auf manche Bedenklichkeit geboten wären, namentlich mit Hinblick auf das Gesamtbedenken, daß bewiesenen und beherrschten Vorgängen unbewiesene und unbeweisbare Vermutungen entgegengestellt werden. Aber sei's drum: es gilt Belege herbeizuschaffen, denen gegenüber jene Einwürfe nicht Stich halten.

Der schwarze, gelb gezeichnete Feuersalamander wird auf gelbem Boden (Abb. 72) zunehmend gelber, auf schwarzem Boden (Abb. 73) zunehmend schwärzer. Dieser zuerst von mir beobachtete Vorgang, der mit Bezug auf analoge Erfahrungen „sympathischen Farbwechsels" an Grundfischen (S. 311, Abb. 81), Weichtieren und Krebsen nicht über-

raschen konnte, ist von v. Frisch und Secerov, in Teilerscheinungen auch von Becker, v. Fejérvary, Gaisch, v. Schweizerbarth und Wiedemann mit demselben Ergebnis nachgeprüft und somit ganz zweifelsfrei festgestellt; er wird nicht beeinträchtigt, wenn man auf gelben Grund gesetzte Exemplare möglichst dunkel, auf schwarzem Grund gepflegte möglichst hell aussucht. Die erworbene Veränderung überträgt sich auf die Nachkommen, auch wenn letztere auf unwirksamen, ja auf entgegengesetzt wirksamen Böden gehalten werden. Starke Anhäufung eines Farbstoffes hat bei den Nachkommen dessen symmetrische Aufteilung zur Folge, so daß die Jungen unregelmäßig gefleckter Eltern dann regelmäßig gestreift ausfallen. Streifensalamander gibt es auch im Freien, — nicht in der Gegend, wo ich mein Material sammelte, aber in Ländern, deren geologische Beschaffenheit auf ähnliche Wirkungen wie in meinen Versuchen schließen läßt. Kreuzt man Fleckensalamander mit Streifensalamandern aus der Natur, also einer dort sicherlich seit sehr alten Zeiten fertigen Rasse, so zeigt sich einfaches Mendelsches Alternativverhalten (Abb. 74), — Fleckung dominant über Streifung; kreuzt man Fleckensalamander mit Streifensalamandern, die eben erst im Experiment aus ersteren gewonnen wurden, so sind die Bastarde zwischenstehend (reihenfleckig), und die Mendelschen Spaltungen bleiben aus (Abb. 75). Pflanzt man Eierstöcke gefleckter Weibchen in natur-gestreifte, so sind die Jungen trotzdem stets gefleckt; setzt man Eierstöcke aus gefleckten Weibchen in kunst-gestreifte, so sind die Jungen eines gefleckten Vaters reihenfleckig, eines gestreiften Vaters ununterbrochen gestreift.



Abb. 73. Feuersalamander (Salamandra maculosa), Haltung auf schwarzem Boden: 12. V. 03 hell ausgewähltes junges Exemplar zu Beginn des Versuches, daneben dasselbe Tier am 23. V. 07; 6. X. 10 einjähriger Nachkomme des vorigen; 6. V. 14 derselbe vier Jahre später.
(Nach Kammerer, das Endstadium vom 6. V. 14 anderweitig noch nicht publiziert.)

Wo bleibt hier die Zuchtwahl? Sie ist da, aber im verkehrten Sinne: die Versuchstiere wurden ja konträr ausgewählt; damit die

schwärzesten am gelbsten, die gelbsten am schwärzesten werden konnten, mußten sich die Einflüsse durchkreuzen. Das taten sie bis zu dem Grade, daß sämtliche Exemplare, nicht wie in Schmetterlingszuchten nur ein Teil, stark verändert waren und sich jede Auslese für weitere Generationen erübrigte. — Wo bleibt die direkte Beeinflussung des Keimplasmas? Secerov hat gemessen, daß nur $^1/_6\,{}^0/_0$ der äußeren Lichtmenge zu den Keimdrüsen gelangt und dann, durch die Körperdecken abgeblendet, entschieden nicht in den wirksamen Farben! Zum Überfluß beweist die dem gefleckten Tiere entnommene Keimdrüse durch ihre Funktion im künstlich gestreiften Weibchen, daß ihre Umstimmung vom Körper aus (durch „somatische", nicht durch „Parallelinduktion") erfolgt sein muß. Da dies nur in einem Weibchen zutrifft, das die Streifung nachweislich erst seit einer Generation zu tragen bekam, während ein Weibchen, dessen Streifung aus der heimatlichen Natur übernommen ist und dort jedenfalls schon ein uralt gewordenes Rassenmerkmal darstellt, diesbezüglich versagt, — so durfte ich daraus und aus dem übereinstimmenden Verhalten bei den Kreuzungen den Schluß ziehen, daß hier ein Kriterium zur Unterscheidung eines „alten" und eines „wirklich neuen" Merkmals gefunden sei: nur letzteres ist kraft seiner frischen „morphogenen Reize" (S. 56) imstande, das Keimplasma umzuwandeln; beim anderen gehört diese Induktion einer fernen Vergangenheit an, — sie ist in der Gegenwart auch nicht

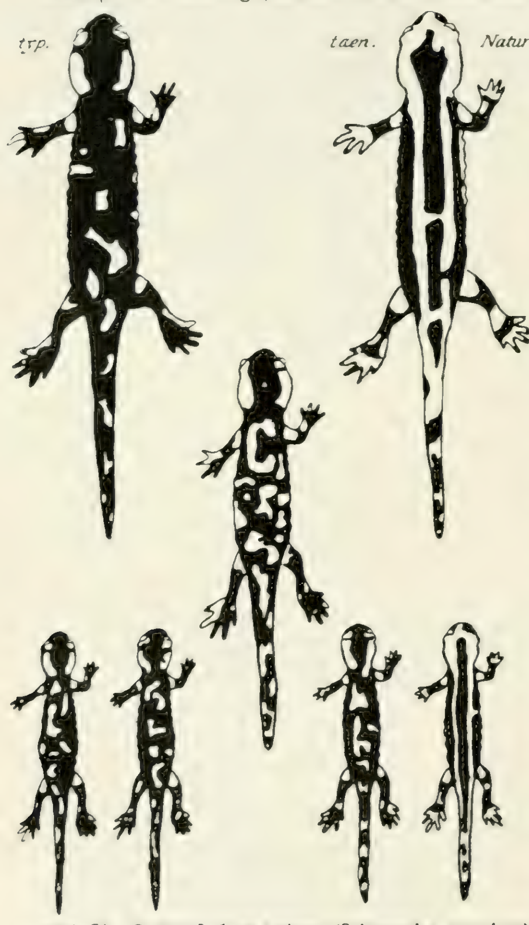


Abb. 74. Feuersalamander (Salamandra maculosa): Kreuzung der gefleckten (forma typica) mit der gestreiften Naturrasse (Varietät taeniata), Schema unter Wiedergabe der Zeichnung wirklich in dieser Zucht benutzter Exemplare. Oben Eltern-, Mitte Kinder-, unten Enkelgeneration.
(Nach Kammerer.)

mehr nötig, weil hier die zugehörige Anlage ohnehin schon von Anno dazumal in den Keimzellen steckt. Man kann sich den Prozeß vorstellen gleich der Abstumpfung eines uns geläufigen Reizes, etwa des Druckes bei einem ungewohnten Kleidungsstück, das uns immer weniger und zuletzt gar nicht mehr fühlbar ist, je länger wir es tragen. Zwischen Keimplasma und neuen Eigenschaften besteht also ein Abhängigkeitsverhältnis; zwischen alten Eigenschaften, deren morphogene Reize sich durch Gewöhnung längst abgebraucht haben, und dem Keimplasma besteht die von Weismann verlangte, von den (ausnahmslos mit festsitzenden Rasseneigenschaften vorgenommenen) Mendel-Forschungen erwiesene Unabhängigkeit.

Abb. 75. Feuersalamander (Salamandra maculosa): Kreuzung der gefleckten Rasse (Typus) mit der daraus experimentell umgewandelten gestreiften Kunstrasse, Schema unter Wiedergabe der Zeichnung wirklich in dieser Zucht aufgetretener Exemplare. Oben Eltern-, Mitte Kinder-, unten Enkelgeneration.
(Nach Kammerer.)

Und wo endlich bleibt der Atavismus? Angenommen, die Vorfahren unserer heutigen Feuersalamander seien schwärzer gewesen, so ist ihre vermehrte Gelbfärbung ein Neuerwerb; waren aber die Ahnen gelber, so ist der Gewinn an Schwarz ein Fortschritt. Doch hier können die Gegner der Vererbung erworbener Eigenschaften sich noch helfen, indem sie sagen: nicht die Eigenheit, schwärzer oder gelber zu sein, wird vererbt, sondern die Fähigkeit, je nach Bedarf schwarz oder gelb zu werden („transgressive Ökologismen" Langs, „Reaktionsnorm" Wolterecks und Baurs); diese Fähigkeit aber könnte ehedem (nicht in den gegenwärtigen Zuchten, wo sie ausgeschaltet ist) durch Zuchtwahl entstanden sein. Obwohl dieser Zusatzeinwand durch den

Keimdrüsenaustausch ebenfalls entkräftet und durch den vorhin gerade erwähnten Prüfstein zur Unterscheidung einer atavistischen von einer frisch akquirierten Eigenschaft überflüssig gemacht wird, so wollen wir doch auch jetzt weniger mit Gegeneinwänden arbeiten als mit Gegentatsachen! Zuvor aber noch einige Tatsachen anführen, die zugunsten der Lehre, daß erworbene Eigenschaften sich nicht vererben, zu sprechen schienen.

Die Züchtungen von Tower an Kartoffelblattkäfern (Leptinotarsa) wenigstens zugunsten der Annahme, daß die Keimzellen unabhängig vom Körper direkt beeinflußt werden. Tower gelang es durch Temperatur- und Feuchtigkeitsextreme, Größen- und Farbenabarten verschiedener Kartoffelkäfer (Taf. III, Fig. 2) erblich zu machen, jedoch nur dann, wenn die Einflüsse den fertigen Käfer, der sich selbst nicht mehr verändern ließ, getroffen hatten; waren durch Beeinflussung der Puppe veränderte Käfer gewonnen worden, so waren alle Abkömmlinge wieder normal. Dieser Versuch beweist das Vorhandensein „sensibler Perioden", wie wir sie für die Möglichkeiten erfolgreicher Geschlechtsbestimmung (S. 189) kennen gelernt haben: der Körper des Käfers ist eindrucksfähig, sobald er sozusagen die letzte Feile an seine Entwicklung legt; am fertig ausgebildeten, ausgewachsenen und ausgefärbten Käfer läßt sich nichts mehr rückgängig machen. Die Keimzellen sind gleichfalls nur in der Zeit ihres Heranreifens für umgestaltende Reize aufnahmsfähig; allein diese Zeiträume fallen nicht zusammen: die Körperreife ist vollendet, ehe die Keimreife beginnt. Die vollendete körperliche Veränderung bei Käfern, die während ihrer Puppenruhe heiß oder kalt, trocken oder naß gehalten worden waren, bleibt über die ganze Fortpflanzungsperiode hinaus bestehen und hinterläßt trotzdem keine erblichen Spuren: so glaubte denn Tower — fußend auf jener glücklichen Trennbarkeit der Beeinflussungsepochen für Merkmale derselben und für Merkmale der folgenden Generation — wenigstens für diesen einen Fall gefunden zu haben, welchen Weg die Einflüsse der äußeren Welt einschlagen, wenn sie erbliche Eigenschaften hervorrufen: den unmittelbaren, physikalischen Weg zu den Keimstoffen. — „Diese Folgerung," sagt nun aber Semon, „ist genau ebenso begründet wie die, daß ein Mensch, der eine starre Maske trägt und dessen Gesichtszüge deshalb keine Veränderung zeigen können, von freudigen und von schmerzlichen Eindrücken unberührt bleiben müsse." Die Hauptveränderungen bestehen nämlich in Farbstoffablagerungen der äußeren Haut; letztere ist nach Verwandlung des Käfers aus der Puppe zur toten, verhornten „Cuticula" geworden, die mit dem übrigen Körper in keinerlei reizleitender Verbindung mehr steht. Die darunterliegende Haut („Hypodermis") dagegen, die weiche, plastische Bildungsstätte der nach außen abgesonderten harten Hülle, ist trotz der Maskierung reizempfänglich wie zuvor: von ihrem Beeinflussungszustand hing seinerzeit das Farbenmuster der Decken ab. Solche Decken werden zwar beim entpuppten Käfer nicht mehr hervorgebracht, und die vorhandenen sind für nachträgliche

Veränderungen nicht mehr erreichbar; aber nach innen zu muß jenes empfindsame Gewebe notwendigerweise noch immer Reizpforte sein für die Umstimmung der erst jetzt herangereiften, zu richtigem Empfang bereiten Keimzellen!

Völlig zuungunsten der Vererbung erworbener Eigenschaften sprach anscheinend das *Ausbleiben erblicher Folgen von Verstümmelungen*: Erfahrung des Alltags („kupierte" Haustierrassen, Beschneidung, Stechen der Ohrläppchen u. dgl.) wie Experiment stimmten stets in gleicher Weise dafür, daß Verletzungen nie vererbt werden. Wenn wir bedenken, daß doch nur Reaktionen des Organismus auf äußere Eingriffe vererbt werden könnten, der Verlust eines Körperteils aber durchaus keine solche Reaktion darstellt, diese vielmehr darin besteht, die erlittene Störung auszugleichen; ferner auf Grund unserer Kenntnis über Regeneration ist jenes negative Resultat keineswegs wunderbar. Wenn schon der verstümmelte Organismus selbst nicht mehr imstande war, das Fehlende durch sein Wachstum zu ergänzen, so ist dafür sein Keimling unbeschränkt regenerationskräftig; sogar wenn sich das Manko an Gliedern auf ihn übertragen hätte, wüßte er die umfangreichsten Ausfälle mit Leichtigkeit zu ersetzen. Dieselbe Erklärung bleibt gültig dafür, daß auch *Regeneratformen nicht vererbt* werden, wenn der verletzte Körper selbst bereits solche zu bilden in der Lage war: der regenerierte Eidechsenschwanz, dessen Kielschuppen durch einfache Körnerschuppen, dessen gegliederte knöcherne Wirbelsäule durch einen ungegliederten Knorpelstab ersetzt ist, — das regenerierte Heuschreckenbein, dessen Fuß nur vier statt fünf Glieder besitzt; sie haben bei den Nachkommen stets vollständigen, fehlerfreien Gebilden Platz gemacht. Da in diesen Fällen vom alten Individuum regelmäßig weniger und Unvollkommeneres erzeugt als verloren worden war, so ist wieder das Nachlassen seiner Regenerationsfähigkeit schuld daran, wenn der auf dem Höhepunkte seiner generativen und regenerativen Leistungskraft befindliche Keimling ihm darin nicht folgen mochte.

Wie verhält es sich aber in anderen Fällen, wo mehr nachwächst, als in Verlust geriet? Hier sind unsere Erfahrungen spärlicher. Wir wissen nur, daß Lebewesen mit Spaltdoppel-, Bruchdreifach- (S. 131) und anderen Mißbildungen, wenn überhaupt lebensfähig, so doch nicht zeugungsfähig zu sein, oder daß sie (Krebse — Przibram) ihr monströses Glied bei der nächsten Häutung ganz abzuwerfen pflegen, um an seiner Statt ein neues und normales anzusetzen. Es ist nicht zu erwarten, daß solch abnorme Wuchsformen, die nur eine ausgleichsbedürftige Störung der gewöhnlichen Körperpolarität und keine harmonische Umwandlung der chemisch-physikalischen Körperstrukturen einschließen, sich vererben sollten, selbst wenn es gelänge, mit ihnen behaftete Individuen zur Vermehrung zu bringen. Tornier ist dies mit Mißbildungen geringeren Grades, die er durch geeignete Einschnitte an Axolotlbeinen und -schwänzen erzeugt hatte, bereits tatsächlich gelungen, aber Tausende von Nachkommen zeigten niemals Vererbung des Über-

zähligen. Anders steht es bei den durch Kälte begünstigten Mehrfachbildungen an Fliegenbeinen, die ganz neuerdings (1915) Hoge beobachtete und die in ihrer Vererbung sogar der Mendelschen Regel folgten. Wahrscheinlich bewirkt hier die niedere Temperatur, daß gewisse Zellengruppen nicht beisammenbleiben, sondern sich trennen und dadurch separate Ausgangsflächen für Gliederwachstum schaffen. Vererbt würde dann nicht die besondere Form der Mißbildung, sondern nur die allgemeine Spaltungstendenz der Gewebe.

Noch anders als bei diesen „Hyperregeneraten" steht es mit den „Superregeneraten", die keine überzähligen Teile, sondern einfach vorhandene Organe in übernormaler Größe nachwachsen ließen; hier habe ich selbst ein außergewöhnlich günstiges Objekt, die Seescheide Ciona intestinalis (Abb. 76), genau geprüft. Der schlauchförmige Körper trägt am oberen freien Ende zwei Röhren, — die längere Einfuhr-, die kürzere Ausfuhröffnung. Unterhalb der Einfuhrröhre beginnt der Verdauungskanal, der sich ins entgegengesetzte, auf dem Meeresgrunde festsitzende Körperende hinabsenkt, hier u-förmig umbiegt und bis zur Abzweigung der Ausfuhrröhre wieder aufwärts verläuft. In der Schlinge des Darmes, an seiner Umbiegungsstelle liegen die Geschlechtsorgane, eine Zwitterdrüse.

Schneidet man die Ein- und Ausströmröhren ab, so wachsen sie nach, werden sogar länger als vorher; wiederholt man die Amputation mehrmals, so bekommt man schließlich Exemplare mit ganz langen, elefantenrüsselartigen Röhren. Diese erhöhte lokale Wachstumsgeschwindigkeit vererbt sich auf die Nachkommen, welche, ohne ihrerseits operiert zu sein, doch wieder überlange Siphonen austreiben. — Mit jener ersten Operation kann man eine zweite verbinden: man stellt langröhrige Seescheiden her und schneidet sie dann mitten entzwei, so daß die ganze untere Körperregion, wo die Geschlechtsorgane liegen, in Wegfall kommt. Auch diese Verstümmelung übersteht das Tier bzw. seine obere Hälfte: es regeneriert einen neuen Unterleib mit neuen Geschlechtsorganen; und auch diesmal besitzt eine junge Generation, aus regenerierten Geschlechtswerkzeugen entstanden, lange Röhren.

Der Einwand, es handle sich um Zuchtwahl, ist hinfällig, weil die langen Siphonen ihrem Träger keinen Nutzen stiften, — keine zweckvolle Anpassung, sondern nur eine zwecklose, im besten Fall gleichgültige Veränderung darstellen; und weil keine Wahl ausgeübt wird, sondern alle behandelten Exemplare prompt dieselbe Abweichung zeigen. — Der Einwand, es handle sich um Rückschlag auf eine Ahnenform, wäre durch keinen Schatten von Wahrscheinlichkeit zu begründen; und der anschließende Einwand, nicht die Siphonenlänge werde vererbt, sondern die Fähigkeit, je nach Erfordernis längere oder kürzere Röhren zu bilden, ist gleichgültig, sobald nachgewiesen wird, daß diese oder jene Vererbung nicht „blastogen" (im Keim), sondern „somatogen" (durch die Mittlerrolle des Körpers) zustande kommt. Dieser wichtigste Nachweis ist aber geführt, und damit auch der letzte entscheidendste



Abb. 76. Rechts eine Gruppe von Seescheiden (Darmscheide *Ciona intestinalis*), davor eine Zylinderrose (*Cerianthus membranaceus*), auf dem Boden im Vordergrund eine Seewalze (*Cucumaria planci*). **Links grüne Wachsrose** (*Anemonia sulcata*), **in deren innerer Zellschicht oft symbiotische Algen leben.**

(Photographie der lebenden Objekte im Aquarium, von A. Cerny.)

Einwand direkter Beeinflussung der Keimprodukte widerlegt, weil Keimplasma, worauf die Operation (in welch rätselhafter, „unvorstellbarer" Weise immer) direkt hätte wirken können, zur kritischen Zeit gar nicht vorhanden, sondern nach Herstellung der neuen Eigenschaft entfernt worden war und erst aus rein körperlichem (somatischem) Materiale neuerdings gebildet werden mußte. Somit konnte das Auferstehen der erworbenen Eigenschaft bei der Tochtergeneration nicht schon unmittelbar im Keimplasma vorbereitet sein, sondern konnte von nirgends anders herkommen als aus dem veränderten Körper.

Die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften ist hiermit wohl endgültig im bejahenden Sinne beantwortet; die gegenteiligen Befunde haben nur gelehrt, was niemals strittig war: nämlich, daß nicht jede beliebige Veränderung, die den Körper trifft, schon erblich manifeste Wirkungen hervorbringen müsse. Damit sie dies tue, ist vielmehr erforderlich: erstens eine gewisse Quantität der Stärke und Dauer, die der Veränderung erlaubt, das verborgene Keimplasma in Mitleidenschaft zu ziehen; zweitens eine damit verbundene Qualitätsänderung, die, wenn auch scheinbar auf einen engen Bezirk lokalisiert, doch den Chemismus des ganzen Körpers einbezieht. Vergleichen wir die gesamte Körperform einer Kristallgestalt der Stoffe, woraus der Körper zusammengesetzt ist, so muß sich also an der molekularen Struktur dieses „Kristalles" etwas geändert haben, damit die stoffliche Änderung von der Form dauernd zum Ausdruck gebracht werde. Daß der Eingriff in dem zuletzt dargestellten Experimentum crucis ein so lokalisierter war, ist natürlich kein Grund dafür, daß auch die Antwort auf den Eingriff eine lokalisierte bleiben mußte; gleichwie das Abschneiden einer Kristallspitze umordnende Prozesse auch in den entferntesten, unverletzt gebliebenen Teilen des Kristalles zur Folge hat, — so beweist das Aussehen der aus den Eiern einer verstümmelt gewesenen Seescheide hervorgegangenen Nachkommenschaft, wie sehr selbst die scheinbar der Operation so weit entrückte Keimsphäre an der Gesamtveränderung teilgenommen hatte.

Ein Rückzug bleibt den Gegnern der Vererbung erworbener Eigenschaften auch angesichts des Seescheidenversuches scheinbar noch gewahrt: die von Weismann aufgestellte Hilfshypothese (!) der „Reservedeterminanten". Diese Annahme wurde der Keimplasmatheorie angesichts der Regenerationstatsachen aufgezwungen und besagt, daß nicht bloß in den Keimzellenkernen, sondern auch in denen aller Leibeszellen etwas Keimstoff vorhanden sei, dessen Anlagen („Determinanten") erforderlichenfalls für Ersatzleistungen einzuspringen hätten. Anfangs wurde angenommen, daß dieses „somatische Keimplasma" anlagenärmer sei als dasjenige der Geschlechtszellen; es enthalte immer nur diejenigen Determinanten, die für den örtlichen Aufbau in Betracht kämen, während ihm die für andere Körperregionen fehlten. Angesichts der „Heteromorphosen" (S. 132), der Knospungs- und Reduktionserscheinungen (S. 227, 122) u. a. kam jedoch besonders Roux zu dem Schlusse, daß

mindestens bei niederen Formen jede Körperzelle nicht spezialisiertes, sondern volles Keimplasma im Reservevorrat beigegeben enthält. Mit diesem Zugeständnis können sich aber nunmehr Gegner und Anhänger die Hände reichen: wenn jeder Zellkern im ganzen Körper, nicht bloß im Keimstock, Vollplasma führt, dann ist der vielberufene Gegensatz zwischen Körper- und Keimzellen praktisch aufgehoben. Die Lehre von der Ununterbrochenheit des Keimstoffes werden wir gleichwohl als den wertvollsten Bestandteil des Weismannschen Theoriengebäudes beibehalten; nur müssen wir uns hüten, sie als eine obligatorische zu nehmen; müssen uns von der Möglichkeit totaler Regeneration der Keimstätten aus körperlichem Materiale belehren lassen, daß sie nur eine fakultative ist; und müssen sie endlich erweitern zu einer Kontinuität der Einheit des Keimes und Körpers, dessen Sterblichkeit nicht hindert, daß seine Gesamtorganisation — unverändert oder auch verändert — sich hinüberzieht durch die ganze Kette der Geschlechter!

Literatur über Vererbung:

Bateson, W., „Mendel's Principles of Heredity" Cambridge, University Press, 1909. (Das Buch kann nur in Beschränkung auf die gegebenen Tatsachen der Mendelschen Regeln als gut bezeichnet werden, nicht in bezug auf deren Auslegung und vererbungstheoretische Betrachtungen überhaupt!)

Baur, Erwin, „Einführung in die experimentelle Vererbungslehre." Berlin, Borntraeger, 1911. (Ist eigentlich nur Bastardierungslehre und muß in bezug auf deszendenztheoretische Folgerungen sehr kritisch aufgefaßt werden.)

Darwin, Ch., „Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation". Deutsch von J. V. Carus. 2 Bände. Stuttgart, Schweizerbart, 1878.

Delâge, Y., „La Structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problems de la biologie générale." Paris, C. Reinwald & Cie., 1895.

Godlewski, Emil, „Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet". — Roux' Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik IX. Leipzig, W. Engelmann, 1909.

Goldschmidt, R., „Einführung in die Vererbungswissenschaft". Leipzig, W. Engelmann, 1911.

Haecker, V., „Allgemeine Vererbungslehre". 2. Aufl. Braunschweig, F. Vieweg & Sohn, 1912. (Bei im Grunde gegnerischer Anschauung ein ausgezeichnetes Buch von mustergültiger Objektivität.)

Hart, D. B., „Phases of Evolution and Heredity". London, Rebman, 1910. (Eines der einseitigsten, rückschrittlichsten Werke des Gebietes.)

Hatschek, B., „Hypothese der organischen Vererbung". Leipzig, W. Engelmann, 1905.

Heider, Karl, „Vererbung und Chromosomen". Jena, G. Fischer, 1906.

Hering, E., „Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie". 2. Aufl. Wien, C. Gerolds Sohn, 1876.

Kammerer, P., „Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften durch planmäßige Züchtung". — 12. Flugschrift der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde, Berlin 1910.

Kammerer, P., „Erwerbung und Vererbung des musikalischen Talentes". Leipzig, Theod. Thomas, 1912.

Kammerer, P., „Die Bedeutung der Vererbung erworbener Eigenschaften für Erziehung und Unterricht". — Flugschriften der Sozialpädagogischen Gesellschaft. Heft 4. Wien 1914.

Lang, Arnold, „Über Vererbungsversuche". — Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. Leipzig, W. Engelmann, 1909.

Lang, Arnold, „Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900". — 1. Band. Jena, G. Fischer, 1914.

Mendel, Gregor, „Versuche über Pflanzenhybriden". Zwei Abhandlungen, herausgeg. von Erich v. Tschermak. — Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften, Nr. 121. Leipzig, W. Engelmann, 1901.

Plate, L., „Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung des Menschen". Leipzig, W. Engelmann, 1913.

Punnett, R. C., „Mendelismus". Deutsch von W. v. Proskowetz, herausgeg. von H. Iltis. Brünn, C. Winiker, 1910.

Schultz, Eugen, „Über umkehrbare Entwicklungsprozesse". Leipzig, W. Engelmann, 1908.

Semon, R., „Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens". 3. Aufl. Leipzig, W. Engelmann, 1911.

Semon, R., „Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften". Leipzig, W. Engelmann, 1912. (Erschöpfendste Darstellung von vollendeter Klarheit.)

Teichmann, E., „Die Vererbung". 7. Aufl. Stuttgart, Franckh'sche Verlagshandlung, ohne Jahreszahl.

Tower, W. L., „An investigation of evolution in Chrysomelid Beetles of the genus Leptinotarsa". Carnegie-Instit. Washington, Publ.-Nr. 48, 1906.

Weismann, A., „Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung". Jena, G. Fischer, 1892.

Weismann, A., „Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen". Jena, G. Fischer, 1892.

(Vgl. auch die gesamte Literatur zum vorhergehenden Kapitel über „Zeugung und Vermehrung", wie zum folgenden Kapitel über „Abstammung"; endlich die Schriften von H. Winkler im VI., die von Haeckel im VII. Kapitel.)

X. Abstammung (Phylogenese)

1. Abstammungslehre (Deszendenztheorie)

a) Beweise der experimentellen Züchtungskunde

Noch immer ist die Meinung verbreitet, die Abstammung der „höheren", komplizierteren Lebewesen von „niedrigeren", einfachen sei eine unbewiesene Vermutung oder Behauptung. Derselbe Zweifel, dem, wie wir zu Ende vorigen Kapitels gesehen haben, das wichtigste Fundament der Abstammungslehre begegnet, — nämlich die Wechselwirkung von Anpassung und Vererbung oder Vererbung erworbener Eigenschaften — die gleiche unfruchtbare Skepsis verfolgt auch die unvermeidliche Folge jener „Neuvererbung", nämlich die Umwandlung und Höherentwicklung der Tier- und Pflanzenarten. Gewöhnlich wird die Anfechtung der Deszendenztheorie durch den Hinweis begründet, man habe noch nie die Umwandlung einer Art in eine andere erreicht oder mitangesehen.

Wofern damit gemeint ist, es sei noch niemals gelungen, eine Art in eine zweite, aus der Natur bekannte Art zu verwandeln, so ist der Vorwurf richtig, — wenn auch nicht berechtigt: denn unmöglich kann uns zugemutet werden, die seit Jahrtausenden in der Natur wirksamen Bedingungen so genau nachzuahmen, daß auch der Endeffekt genau derselbe wäre. Um gleich ein Beispiel anzuführen und dabei an Bekanntes (S. 268) anzuknüpfen, war es mir geglückt, den gelbgefleckten Regenmolch (Salamandra maculosa — Abb. 73) fast aller Makeln zu berauben, ja einzelne Exemplare ganz schwarz zu bekommen; eines der dabei verwendeten Mittel (außer schwarzem Untergrund) bestand darin, den Tieren durch Wasserentzug die Fortpflanzung des nahestehenden, einfarbig schwarzen Alpensalamanders (Salamandra atra) aufzuprägen: in Farbe, Entwicklung und teilweise sogar den Körperproportionen glich nun der umgewandelte Fleckensalamander bereits jenem Mohrensalamander, — doch davon konnte nicht gesprochen werden, daß erstere Art restlos in letztere übergeführt worden sei.

Wenn aber der billige Einwurf, noch nie habe sich vor unseren Augen eine Art in eine andere umgestaltet, allgemein gelten soll — etwa auch für reine Kulturarten, die in der Natur gar nicht vorkommen —: so ist dies angesichts des gegenwärtigen Standes der experimentellen Biologie nicht mehr berechtigt. Die vorhin erwähnten,

total geschwärzten Feuersalamander dürfen zwar nicht mit Alpensalamandern identifiziert werden; aber ob sie noch in den Speziesbereich der Salamandra maculosa hineingehören, dürfte mit demselben Recht zweifelhaft sein. Völlig überzeugt bin ich aber, daß viele pflanzliche „Mutationen" (siehe später) sowie aus dem Tierreich, beispielsweise die von mir erzielte Experimentalform des Grottenolmes, als selbständige Arten beschrieben würden, wenn sie ohne Kenntnis der Herkunft irgendwo im Freien gefunden worden wären. Der Olm ist in seiner Heimat, den Karsthöhlen, farblos und blind, — seine Augen sind verkümmert und unter der Haut verborgen; noch am deutlichsten sind sie bei Neugeborenen, -- nach der biogenetischen Regel ein Hinweis auf Abstammung des Olmes von oberweltlichen, sehenden Molchen. Im Tageslicht werden die Olme schwarz; aber die hautbedeckten Augen kommen ins Dunkel, wenn sich über ihnen so viel Farbstoff ablagert. Im roten Licht ist das nicht der Fall; in Abwechslung mit Tageslicht kann zwischen Pigmentzuwachs und Augenwachstum ein Kompromiß geschlossen werden, der schließlich die Entwicklung dunkelfarbiger, großaugiger, sehender Olme erreicht. — In der modernen Bakteriologie, also gerade unter denjenigen einfachsten Lebewesen, von denen man es auch theoretisch am ehesten erwartet, gehört verhältnismäßig rasches Umschlagen einer Art in die andere nicht zu den Seltenheiten; und nur der Umstand, daß man die Arten der Bakterien weniger an ihrer Form (hinsichtlich deren man sich eigentlich auf die Einteilung in Bazillen, Kokken, Spirillen und Vibrionen beschränkt) als an ihrer Funktion und „Virulenz" (Stoffwechselwirkung) unterscheidet, hat bisher keine ausgiebigere Verwertung zugunsten der Abstammungslehre zugelassen.

Haeckel hat — bei aller Berechtigung seines Tadels gewisser Einseitigkeiten — den Experimentalbiologen Unrecht getan, wenn er schrieb, die Vererbung erworbener Eigenschaften und ihre unmittelbare Konsequenz, der Artenwandel, sei eines experimentellen Beweises nicht fähig, weil die bezüglichen Prozesse einer allzu fernen Vergangenheit angehören und eine zu lange Dauer beanspruchen. Gerade diese Dauer, für welche oft viele Jahrmillionen veranschlagt wurden, hat in unseren neuesten Befunden eine ansehnliche Herabminderung erfahren. Nicht die Mittel des Artenwandels, das Ursachengetriebe seiner Durchführung sind dem Experiment unzugänglich; sondern nur die Wege, die von den einzelnen Gruppen der ausgestorbenen zu den heute lebenden Formen hinführten. Nicht die allgemeine Abstammungslehre, sondern nur die speziellere Stammbaumforschung muß allerdings den vergleichenden und historischen Methoden überlassen bleiben. Die positiven Beweise, die auf diesem Gebiete gesammelt wurden, sind, so große Bedeutung sie besitzen, keine Errungenschaften aus unseren Tagen, sondern aus den Gründungszeiten der Abstammungslehre; für unsere Zwecke genügt daher ihre knappste Zusammenfassung, um die Richtung zu zeigen, die sie bis zum Stande der Gegenwart hinaufgeleiteten.

b) Beweise der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte

Die vergleichende Anatomie steuert zu diesem Beweismateriale nebst anderen Tatsachen die des gleichen Bauplanes homologer Organe bei: wenn sie noch so sehr ihre Funktion und damit Äußerlichkeiten ihrer Form gewechselt haben, so lassen sich doch gewisse gleichartige Stücke wiedererkennen. Der Abschnitt „Aktive Bewegungsorgane" (S. 80, 81) enthält bereits Beispiele dafür, wie Brustflosse, Flügel und Arm. Solch übereinstimmender Plan kommt auch in den „rudimentären Organen" zum Vorschein; der Mensch allein besitzt deren laut Wiedersheim neunzig, — Ruinen ehemals groß angelegter und funktionswichtiger Körperteile, deren Aufgabe und Gestalt jetzt zusammenschrumpfen: das Steißbein als Rest der Schwanzwirbelsäule, die halbmondförmige Falte im inneren Augenwinkel als Rest der Nickhaut, die Muskelrelikte, welche ehemals zum flinken Hin- und Herbewegen der Ohrmuschel dienten, und der Wurmfortsatz des Blinddarmes sind die bekanntesten.

Die vergleichende Entwicklungsgeschichte liefert ihr Belegmaterial vor allem in Gestalt der bereits erörterten biogenetischen Wiederholungsregel (S. 152): wenn ein Säugetier im Laufe seiner Embryonalentwicklung Kiemenbogen und Kiemenspalten und flossenartige Gliedmaßen bekommt — wie sollte dies auffällige Faktum besser zu erklären sein als durch Abstammung von fischähnlichen Vorfahren? Es gibt freilich Deutungen, die den gemeinsamen Bauplan, der in den Befunden der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte zum Ausdruck kommt, lieber als einheitlichen Schöpfungsplan auffassen; und diesen Einwendungen gegenüber ist dann die Abstammung „unbewiesen".

c) Beweise der Systematik und Serodiagnostik

Die beschreibende und einteilende Naturgeschichte (Systematik) weist den Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches nach gründlicher Durcharbeitung in der Regel dieselbe Stellung an, die sie auch nach anatomischer, embryologischer und paläontologischer Forschung einnehmen müssen, und gelangt auf solche Weise zur Aufstellung des „natürlichen Systems", das die natürliche Stammesverwandtschaft der Lebewesen widerspiegelt. Bei ihren Klassifizierungsversuchen begegnet aber die Systematik überall der fundamentalen Schwierigkeit, daß sich die Gruppen nicht scharf voneinander abgrenzen lassen, sondern durch Übergangsstufen verbunden werden. Vermittelten die Übergangsstufen immer nur zwischen zwei Gruppen, die in der ganzen Stufenleiter benachbart wären, so ließe sich die Schwierigkeit leicht überwinden — allein sie stehen immer zwischen mehreren Gruppen, die gabelig oder strahlenbüschelförmig aus einer Stammgruppe hervorzugehen scheinen: so aus den Würmern die Stachelhäuter, Gliederfüßler, Weichtiere und Wirbeltiere; aus den Reptilien die Vögel und Säugetiere; aus den Beutel-

tieren die meisten höheren Ordnungen der Säugetiere. In diesen Einteilungshindernissen liegt die immer noch oft — besonders von Laien — mißverstandene Tatsache beschlossen, daß die Stammesentwicklung eben nicht in Form einer Stufenleiter, sondern eines sich zunehmend verzweigenden Stammbaumes erfolgt ist. Am größten ist diese Schwierigkeit bei den Arten, wo oft ganze Reihen allmählicher Übergänge von einer Art zur anderen hinüberreichen (siehe „Variation", S. 287). Wie immer man die naturgeschichtliche „Art (Spezies)" definieren wollte: ob durch Fehlen solcher Übergänge, ob durch Abstammung aus gleichem Samen und fruchtbare Vermischung der Individuen, — all diese Kriterien haben sich noch stets als hinfällig erwiesen. Nicht einmal die Unfruchtbarkeit der Artbastarde kann allgemein als Prüfstein einer „guten" Art Geltung behalten: im Pflanzenreich führt Bastardierung verschiedener Arten häufig zur Entstehung neuer und beständiger, vollkommen fruchtbarer Formen. Im Tierreich ist dies zwar viel seltener, aber in der fast immer leichten Rückkreuzung der Artbastarde mit den Stammarten ist die Unfruchtbarkeitsregel im absoluten Sinne umgestoßen; und auch in der schwierigeren Weiterzucht der Artbastarde untereinander erleidet sie zahlreiche Ausnahmen: z. B. Stieglitz-Kanarienvogel, diverse Schmetterlingsarten, die als falsch betrachteten fruchtbaren Hasen-Kaninchenbastarde („Leporiden") gewannen neue Wahrscheinlichkeit.

Die Blutforschung (Serodiagnostik) bescherte uns im Verein mit der Immunitätslehre die Kenntnis der „Verwandtschaftsreaktionen". Wir hörten bereits (S. 139), daß eine fremde Blutart, in den Kreislauf injiziert, dort zugrunde geht; bei nahen Verwandten trifft dies in beschränkterem Grade zu, so z. B. bei Injektion von Menschenblut in Menschenaffen. Mit der Ähnlichkeit ihrer Blutplasmen hängt es ferner zusammen, wenn bakterielle Erkrankungen sich auf solch nahe Verwandte am ehesten übertragen lassen, z. B. Lues leichter auf den Schimpansen als auf andere Affenarten. Die Abtötung des fremden Blutes in einer fremden Tierart wird gesteigert, wenn die Injektionen sich wiederholten; die gesteigerte abtötende Wirkung unter Begleiterscheinungen wie Zusammenballen, „Agglutination", Auflösung, „Hämolyse" usw. bezieht sich dann nicht bloß auf die fremde Tierart selbst, sondern auch auf deren nächste Verwandte: wird einem Kaninchen wiederholt Hühnerblut injiziert, so wirkt dessen Blut dann nicht nur auf Hühnerblut, sondern auch auf Taubenblut stärker ein (Dungern). Filtriertes, von Zellen befreites Blutserum bildet beim Zusatz fremden Blutes einen Niederschlag, wenn die Art, aus der das Serum stammt, mit dem Blut der anderen Art, deren Blut zugesetzt wird, „vorbehandelt" (d. h. mehrfachen Injektionen ausgesetzt) gewesen war. Wird einem Kaninchen Menschenblut oder Menschenserum injiziert, so erzeugt später zugesetztes menschliches Blut im Serum des so behandelten Kaninchens einen Niederschlag („Präzipitat"). Am reichlichsten ist er stets dann, wenn dieselbe Art, die zur Vorbehandlung verwendet worden war, auch

zur Nachbehandlung des Serums (Blutzusatz) wieder Verwendung findet; bei Verwendung anderer Arten nimmt die Menge des Niederschlags mit entfernterer Verwandtschaft ab. Auf solche Weise ließen sich reihenweise die Verwandtschaftsgrade der Affenarten untereinander und zum Menschen bestimmen, je nachdem sie in dem mit Menschenblut vorbehandelten Kaninchenserum ein stärkeres oder schwächeres Präzipitat erzeugen. Nahezu ununterscheidbar von dem, das Menschenblut selbst hervorruft, ist dasjenige von Schimpanse, Gorilla und Orang — schwächer das von Makaken und Pavianen, noch schwächer das von Neuwelts- im Vergleich zu den aufgezählten Altweltsaffen. Nicht minder empfindlich ist die Methode zur Erkennung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen niederen Wirbeltieren (Nuttal) und wirbellosen Tieren (Krebse — Dungern); neuerdings beginnt die Präzipitinreaktion auch auf das Pflanzenreich mit ebenso großen Erfolgen ausgedehnt zu werden (Friedenthal, Magnus, Gohlke).

Gegen systematische und serodiagnostische Beweise könnte ihre Gegnerschaft immerhin noch etwas einwenden. Wenn den gradweisen Verschiedenheiten der Tier- und Pflanzenformen ebenso graduelle, chemisch nachweisbare Verschiedenheiten ihrer Substanzen entsprechen, so brauchte dies nicht unbedingt auf ihrer Abstammung aus einander zu beruhen: Blutähnlichkeit und Blutsverwandtschaft braucht doch ebensowenig gleichbedeutend zu sein wie etwa die äußeren Ähnlichkeiten in Gesichtszügen oder Charakteren zweier Menschen, die durchaus nicht derselben Familie oder Nationalität angehören. Den morphologischen Artmerkmalen gesellen sich die chemischen; ebenso wie jene, können Schritt für Schritt mit ihnen auch diese Unterschiede größer oder geringer sein: vom Standpunkte des Gegners aus könnten immerhin beide „von Anfang an", d. h. vom Schöpfungstage an, dieselben gewesen und geblieben sein. — Denselben Einwand würde gegnerische Auffassung für die Variationen herausfinden: man muß unterscheiden zwischen Abänderungen und Veränderlichkeit; deshalb, weil innerhalb einer als „Art" zusammengefaßten systematischen Einheit viele Abweichungen vorkommen, müßte die Art noch nicht veränderlich, d. h. wandlungsfähig sein; sondern nicht bloß das, was man heute Arten nennt, — auch all die feineren Zwischenstufen, die man Unterarten und Spielarten (Varietäten und Aberrationen) nennt, bestünden in der heutigen Gestalt von Urzeit an. Ein derartiger Ausspruch klingt gegenwärtig absurd; ich setze ihn so ausführlich her, weil ich zu zeigen wünschte, daß man sich mit den vielberufenen Variationen und Übergängen, sowie selbst mit dem Nachweise, daß sie ebensovielen stofflichen Abstufungen der Körper- und Blutplasmen entsprechen, in der Tat nicht begnügen durfte, um die Abstammungslehre für bewiesen zu erklären. Daß die Variationen sich oft in der Nachkommenschaft eines einzigen Individuums vorfinden, spricht nicht gegen deren ewige Gleichheit und Unveränderlichkeit: nicht alle Anlagen, die verborgen („latent") im Keimplasma stecken, entfalten sich eben in jedem Individuum, sondern sie verteilen sich auf verschiedene

Individuen, bleiben aber trotzdem unveräußerliches Eigentum der konstanten Art. Wir hörten ja im vorigen Kapitel, daß der Neu-Mendelismus in der Tat Vorstöße in dieser Richtung unternimmt, die gesamte Variabilität der Lebewesen mit einem zufälligen Durcheinanderwerfen starr bleibender Anlagenteilchen für erklärt zu halten und demzufolge eine Rückkehr zum Alt-Linnéschen und Vor-Darwinschen Konstanzglauben zu vollziehen; mit dem einzigen Unterschiede, daß der Mendelismus die Konstanz der Art ersetzt durch die Konstanz ihrer Anlagen.

d) Beweise der Paläontologie und Biogeographie

Allerdings wird aber schließlich, was an den Beweisverfahren der Systematik und Serodiagnostik noch unvollendet gelassen wurde, von der Versteinerungskunde (Paläontologie) besiegelt. Trotz der außerordentlichen Lückenhaftigkeit, womit notwendigerweise die in Schichten der Erdrinde eingegrabenen („fossilen") Tier- und Pflanzenreste auf unsere Tage kamen, reichen sie aus zur Sicherung folgender Hauptsätze: 1. Von älteren zu jüngeren Schichten ist die Organisationshöhe ihrer Bewohner im Ansteigen begriffen: z. B. (paläophytologisch) im Kambrium nur Algen, im Silur auch Moose, in der Steinkohlenzeit Farne und Nadelhölzer, erst in der Kreide echte Blütenpflanzen; oder (paläozoologisch) im Kambrium nur Wirbellose, im Silur als erste Wirbeltiere Fische (aber zunächst nur Knorpelfische), im Karbon Amphibien, im Perm Reptilien, im Jura Vögel (aber in welch altertümlicher Form!), im Trias Säugetiere. -- 2. Je näher zwei Schichten beisammenliegen, desto ähnlicher sind ihre Faunen und Floren. — 3. Für heute lebende Gruppen, zwischen denen eine tiefe Kluft zu bestehen scheint, werden ausgestorbene Zwischenstufen aufgefunden (z. B. für Reptilien und Vögel der „Archaeopteryx"). — 4. Aber auch kontinuierliche Reihen, deren Endglieder also nicht bloß durch einzelne mittenstehende Formen, sondern durch denkbar allmählichste Übergänge verbunden sind, liegen uns in versteinerten Urkunden vor: z. B. Sumpfschnecke Paludina Neumayri — P. Hoernesi aus dem Unterpliozän; Tellerschnecke Planorbis laevis — turbiniforme aus dem Obermiozän; eine der berühmtesten Reihen, von Fünfzehigkeit (Phenacodus) zu Einhufigkeit (Equus), haben wir im Kapitel „Bewegung" (S. 83) schon kennen gelernt.

Die Entstehung der Lebensformen in geologischer Vorzeit ist vielfach noch für ihre gegenwärtige geographische Verbreitung ursächlich geblieben: die Fauna und Flora eines Gebietes hängt stets aufs engste mit der ausgestorbenen desselben Gebietes zusammen, z. B. im Vorhandensein von rezenten und fossilen Gürtel- und Faultieren in Südamerika. Altabgetrennte Festländer beherbergen auch die altertümlichsten Tiere und Pflanzen, z. B. Neuseeland, Australien, Madagaskar. Inseln, soweit sie von wander- und transportunfähigen Lebewesen bewohnt werden, stimmen darin am ehesten mit dem nächstgelegenen

Kontinent überein, vorausgesetzt, daß sie in früherer geologischer Epoche mit ihm zusammenhingen. Landferne Inseln oder solche, die von der benachbarten Ländermasse verschiedenen geologischen Ursprungs sind, haben ihre eigene Tier- und Pflanzenbevölkerung, die sich mit Zunahme der Isolierungsdauer immer stärker verändert. Ein klassisches Beispiel dafür sind die von Darwin bereisten Galopagosinseln mit ihren endemischen



Abb. 77. **Eidechsen-Inselformen:** oben Lacerta mellisellensis von der vulkanischen Insel Brusnik (= Mellisello) bei Lissa; unten deren mögliche Stammform (?) Lacerta fiumana lissana von der Insel Lissa, süddalmatinische Küste des Adriatischen Meeres. (Nach Scherer.)

Schildkrötenformen und Arten schwerfällig fliegender Finken (Geospiza); die Inselrassen der Eidechsen (Abb. 77) auf der mediterranen Inselwelt lernten wir gelegentlich Ableitung der biogenetischen Regel (S. 155) kennen. Wir haben dafür aber auch Beispiele aus historischer Zeit (Shetlandspony, Mankatze). Genau analoge Isolierungswirkungen wie auf Landerhebungen in den ozeanischen Becken stellen sich ein bei räumlicher Sonderung in Binnengewässern (Plankton, Maränenfische); hingen solche Seen in früherer geologischer Zeit mit dem Meere zusammen, so finden sich darin Überbleibsel („Relikte“) marinen Lebens,

z. B. ein Schleimfisch (Blennius — s. Abb. 81), ein Hering (Alosa finta) und eine Süßwassergarnele (Palaemonetes) in oberitalienischen Seen, ein Krebschen (Mysis relicta) in skandinavischen Seen usw. Reliktenfaunen und -Floren kommen auch bei anderen trennenden Ursachen zustande: das berühmteste Beispiel sind die einerseits in den Hochalpen, anderseits im hohen Norden vorkommenden gleichen oder ähnlichen Tier- und Pflanzenarten, z. B. Schneehase und Schneehuhn, sowie zahlreiche Alpenpflanzen, welche als Überbleibsel der Eiszeiten anzusehen sind und damals jedenfalls in geschlossenem Bestande durch ganz Europa verbreitet waren, bis das Klima der mitteleuropäischen Ebenen und Mittelgebirge den nicht anpassungsfähigen Formen Vertilgung brachte. Diskontinuierliche Verbreitung könnte zwar auch vorgetäuscht werden, wenn in zweierlei Gebieten von ähnlicher klimatischer Beschaffenheit ursprünglich verschiedene Formen zu nachträglicher Gleichheit konvergiert haben (s. über Konvergenzerscheinungen S. 85), aber auch das wäre nur unter Zugrundelegung der Artveränderlichkeit zu verstehen. — —

So ist denn die organische Deszendenzlehre in gleichem Sinne und Umfange bewiesen wie irgendeines der großen „Naturgesetze“ aus der anorganischen Welt. Gewiß, auch auf dem Boden der Physik, Chemie und Astronomie sind wir nicht sicher vor großen Umwälzungen der Theoreme, die scheinbar schon zum sichersten Besitz unserer Erkenntnis gehörten; es braucht bloß an die Feuerproben erinnert zu werden, denen unsere Anschauungen über Kraft und Stoff nach der Entdeckung der radioaktiven Erscheinungen ausgesetzt waren, an die Wandlungen, welche Atomistik und Äthertheorie erfuhren, um ähnliche Überraschungen auch auf deszendenztheoretischem Gebiete für möglich zu halten. Aber innerhalb derjenigen Grenzen, die menschlichem Wissen und Können das Aufstellen allgemeiner Naturtatsachen gestatten, muß die Tatsache der Blutsverwandtschaft alles Lebendigen mit in erster Reihe stehen: es ist ungerecht, ihr einen Platz anzuweisen, die sie etwa dem Gravitations- und Substanzgesetz (dem Satze von der Erhaltung der Energie und Materie) als untergeordnet und weniger verläßlich erscheinen läßt.

Auch sind die Abstammungsvorgänge gewiß nicht auf die Welt der Lebewesen beschränkt: als allgemeine Transmutationserscheinungen gelten sie für die anorganischen Körper und, wie seit Julius Robert Mayer bekannt, für die Energien ebenso wie für die organisierten Energie-Stoff-Systeme. Die Radium-, Thorium- und Aktiniumreihe — in der erstgenannten etwa die Umwandlung von Uran in Radium, Helium, Polonium mit Blei als Endglied — mußte uns überzeugen, daß selbst die chemischen Elemente veränderlich sind und sich in einander umwandeln; die erwähnten Reihen lehrten uns ferner, weil sie einen im Vergleich zu anderen Substanzen viel rascheren Zerfall ihrer Atome aufweisen, daß die Umwandlung auch im Mineralreich mit Aufteilung (Differenzierung) einhergeht; endlich lehrten sie uns, daß die Elemente noch nicht die wirklichen „Grundstoffe“ sind, die

jede Materie, die lebende so gut wie die tote, zusammensetzen. Die nahezu schon unumstößliche Entdeckung, daß alles sich verwandelt, nähert uns jener uralten Ansicht, die in naiver Form schon den griechischen Philosophen vertraut war — so Thales, als er das All aus dem Wasser geboren werden ließ —, der Anschauung nämlich, daß alle Mannigfaltigkeit der Natur aus verschiedenen Entwicklungszuständen ein und derselben oder weniger Ursubstanzen hervorgeht.

2. Der Artenwandel (Transmutabilität)

a) Veränderung (Variation)

Artveränderung oder Variation — der Vorgang, dessen Ergebnis individuelle Verschiedenheiten einzelner Artmerkmale sind — steht als Tatsache durch die im vorigen Abschnitt beigebrachten Beweise fest. Es gilt nur noch, Näheres über ihre Erscheinungsweisen und Ursachen zu erfahren. Ihr Maß ist die „*Variationsbreite*", der Abstand zwischen den extremen Abweichungen nach positiver und negativer Richtung hin. Die einzelnen Abweichungen (Individuen oder Teile derselben) heißen „Varianten", und zwar je nachdem — bezogen auf den Mittelwert — *Plus-* oder *Minusvarianten*. Die Gesamtheit der Varianten, der Größe nach geordnet, liefert die „*Variationsreihe*"; jene Variantengruppen, welche in größter Individuenzahl („*Frequenz*") vorhanden sind, bezeichnen die „*Mode*", solche, die zwischen den Extremen die Mitte halten, den „*Mittelwert*" der Variationsreihe. Mode und Mittelwert fallen häufig zusammen; dann werden die stärker variierenden Individuen nach der Plus- wie nach der Minusseite seltener, und zwar in direkter Proportion zum Maße ihrer Abweichungen (Queteletsches Gesetz).

So fand De Vries für die Fruchtlänge der Nachtkerze Oenothera rubriventris folgendes Verhältnis zwischen Varianten und Frequenz:

Fruchtlänge in Millimetern:	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
Anzahl der Exemplare:	2	2	2	4	5	5	7	10	15	7	2	5	1

Noch regelmäßiger ist Hefferans Befund für die Zähnchenzahl am Kieferrande des marinen Borstenwurmes Nereïs limbata:

Anzahl der Zähnchen:	2	3	4	5	6	7	8
Anzahl der Individuen:	7	30	80	148	98	29	6

Pearl fand fürs Hirngewicht schwedischer Männer:

Gramm.														
1075	1125	1175	1225	1275	1325	1375	1425	1475	1525	1575	1625	1675	1725	1775
0	1	10	21	44	53	86	72	60	28	25	12	3	1	0
Individuen.														

Tower fand für die Halsschildzeichnung des Kartoffelkäfers Leptinotarsa multitaeniata:

Zeichnungsklasse:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Individuenzahl:	1	4	7	12	13	26	14	12	7	3	1

Diese Verteilung der Varianten auf die Variationsreihe findet ihren mathematischen Ausdruck im Gaußschen Zufalls- oder Fehlergesetz: in einer Beobachtungsreihe ist bei gleicher Beobachtungsweise die Häufigkeit eines Beobachtungsfehlers Funktion seiner Größe. Beobachtungsfehler sind es gewissermaßen, die von der Natur begangen werden, wenn sie auf die Lebewesen verändernd wirkt; und je gewaltiger solch Fehler, solche Abweichung ausfällt, die einen Organismus ganz aus der gewohnten Mittelmäßigkeit hinauswirft, desto schwerer ereignet er sich ohne Verlust der Lebensfähigkeit. Präziseste Erfassung des Zufallsgesetzes gestattet die binomische Formel $(a + b)^n$. Setzen wir hierfür konkrete Zahlen ein und rechnen die Formel aus, so bekommen wir stets eine Zahlenreihe, die sich auffällig einer Variationsreihe nähert. Tun wir dies zunächst nur für das Potenzzeichen, berechnen wir uns z. B. $(a + b)^4$, so erhalten wir $a^4 + 4a^3b + 6a^2b^2 + 4ab^3 + b^4$. Tun wir es jetzt auch für die Buchstaben innerhalb der Klammer und nehmen in einfachster Weise $a = b = 1$, so ist $(1 + 1)^4 = 1 + 4 + 6 + 4 + 1$. Die Summe der ganzen Reihe ergibt die Gesamtzahl von Individuen in einem statistisch-mathematisch untersuchten Tier- oder Pflanzenbestande, von welchem man dann exakt angeben kann, inwieweit er von der idealen Symmetrie der Binomialformel abweicht. Führen wir diesen Vergleich bei dem von Quetelet untersuchten Beispiele der Körpergrößen von 25878 nordamerikanischen Freiwilligen durch:

Größe in Zoll:	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
Wirkliche Zahlen:[1]	2	2	20	48	75	117	134	157	140	121	80	57	26	13	5	2	1
Ideale Zahlen:[2]	2	9	21	42	72	107	137	153	146	121	86	53	28	13	5	2	0

Je reichlicher man das Material bemißt, je größer die Zahl untersuchter Individuen, desto genauer stimmen — wenn nicht besondere Verhältnisse obwalten, die Variation z. B. durch äußere Faktoren in Verschiebung begriffen ist — die praktisch gefundenen Zahlen mit den arithmetisch geforderten überein.

Die Variationsreihe und ihr Vergleich mit der ausgerechneten binomischen Formel wird graphisch dargestellt mit Hilfe von Variationspolygonen und Variationskurven (Abb. 86 auf S. 320). Man trägt die gefundenen Werte auf einer Abszisse, die Zahl untersuchter Exemplare in beliebig gewähltem Maßstabe auf zugehörigen Ordinaten ein, deren Endpunkte man verbindet: man erhält dadurch Kurven, die sehr häufig eingipfelig und annähernd symmetrisch sind; diese Kurvenform erklärt sich eben aus der Majorität mittelmäßiger Werte, wogegen diejenigen Werte, die in bezug auf das Mittel Plus- und Minusvarianten sind, sich gleichmäßig zu beiden Seiten gruppieren und proportional dem Maße ihrer Variation seltener werden. Dies versteht sich unter der Bedingung, daß das Material des variationsstatistisch untersuchten Bestandes einheitlich ist, d. h. nur kontinuierliche, gradweise abgestufte Varianten enthält. Befinden sich aber diskonti-

[1]) Pro 1000 Soldaten. — [2]) Pro mille.

nuierliche, sprungweise abgestufte Varianten darin — seien es nun starke Rassen-, Saison-, Geschlechts- oder Altersunterschiede —, so entstehen doppel- und mehrgipfelige Kurven und unsymmetrische, an zwei oder mehreren Stellen zu höherer, verschieden hoher Frequenz ansteigende Variationsreihen. Zu entscheiden, welcher von diesen Fällen wirklich vorliegt, steht nicht in der Macht variationsstatistischer Methoden und ist auch nicht ihre Aufgabe, sondern die der Systematik, Ethologie und verwandter biologischer Disziplinen.

Auch über die Erblichkeit der Variationen vermag die Statistik nichts Sicheres auszusagen, — der einfachste Grund hierfür kann uns nach Kenntnisnahme der Mendelschen Regeln nicht mehr verschlossen sein: die Statistik muß nach dem äußeren Schein urteilen, der nur einen Bruchteil der in einem Individuum wirklich angelegten Erbeigenschaften realisiert; zu ihrer Unterscheidung von Eigenschaften, die sich nicht vererben werden, ist aber der Einblick in die Anlagenzusammensetzung unentbehrlich. Man erinnere sich an die rotblühenden Mischlinge aus rot- und weißblühender Erbse oder gar an die einfarbig roten Schnecken aus der Mischung von gelber, ungebänderter und roter, gebänderter Varietät. Diejenigen unter den ersteren, welche nur rotblühende Erbsenpflanzen liefern, unterscheiden sich äußerlich in nichts von denen, die auch weißblühende erzeugen werden; und die rote Maske der Schnecken verbirgt nicht weniger als sechzehn verschiedene Kombinationen aus Gelb, Rot, Gebändert und Ungebändert, von denen die rein statistische Untersuchung nichts erfahren kann. Zur Aufdeckung erblicher Variationen, wie aller kausalen Beziehungen überhaupt, — namentlich auch zur Erforschung der Entstehungsursachen wahrgenommener Varianten — gehört unbedingt das Eingreifen des Experimentes, dem die Statistik behufs genauester Kenntnis des variierenden Materiales nur den Boden zu ebnen hat.

Vieles darüber ist bereits in vorigen Kapiteln enthalten, namentlich dem über Vererbung erworbener Eigenschaften, und in vorhergehenden Abschnitten des gegenwärtigen Kapitels, besonders demjenigen, der über züchterische Beweise für Abstammungstatsachen Rechenschaft ablegt. Danach konnte dem Leser die Erkenntnis der ersten und eigentlichen Ursachen aller Variation nicht verborgen bleiben: die äußeren Energien der Umwelt, die teilweise unmittelbar physikalisch-chemisch die lebende Substanz verändern, teils mittelbar durch die verschiedene Tätigkeit, zu der die Organe bei geänderter Lebenslage gezwungen werden. Doch setzt natürlich die Wirkung der äußeren Faktoren auf den lebenden Stoff dessen Fähigkeit zur Gegenwirkung voraus: Verkennung dieser Selbstverständlichkeit führte oft, wenn Gesetzmäßigkeiten der organischen Reaktionsfähigkeit entdeckt wurden (vergleiche nur das Verhalten der Kernstäbchen bei Reduktionsteilung, Geschlechtsverteilung und Befruchtung!), zum Mißverständnis, als seien sie allein maßgebend und die organische Variation nur durch innere Faktoren bedingt. Wo Gesundheit und Krankheit, Entwicklungsstadium,

Alter und Geschlecht, Kreuzung und Inzucht und vererbte Konstitutionen irgendwelche Einflüsse ausüben auf Veränderungen und Veränderlichkeiten, da sind es nur sekundäre, nachträgliche Wirkungen, die von jenen inneren Zuständen ausgehen; der primär bewirkende Anstoß mußte aber — früher oder später, noch jetzt oder ehemals — stets von außen gegeben werden. Wahrscheinlich wird das schon, wenn man sieht, wie die Variationsreihen und -kurven sich verschieben in aufeinanderfolgenden, klimatisch natürlich nie übereinstimmenden Jahren (Versuche an Bohnen von Johannsen, an Kartoffelkäfern von Tower) und Jahreszeiten (Zyklomorphosen S. 238 und Saisonpolymorphismen S. 240); wie sie sich ferner ändern in verschiedenen Gegenden, die entweder ständig von Bevölkerungen derselben Art bewohnt werden (nordamerikanische Tiere von Norden und Osten nach Süden und Westen zunehmend aufgehellt und kleiner werdend — Allen, Formenketten der Landschnecken auf Celebes und den Bahamas — Sarasin, Plate) oder auf regelmäßigen Wanderungen besucht werden (Zugvögel variabler als Standvögel — Montgomery); oder endlich in Gegenden, wohin sie bald zufällig, bald absichtlich verschleppt wurden (Hainschnecke und Sperling in Amerika mit außerordentlicher Verschiebung der Variation, von ersterer nach etlichen Jahren 67 in Europa unbekannte Varietäten!).

Das Unbefriedigende an all diesen Fällen liegt nur noch darin, daß man zwar erkennt, die Variabilität müsse äußeren Ursprungs sein, aber nicht erkennt, welchen Anteil daran die einzelnen Energiearten genommen haben. Indessen fehlt es heute auch an solch genauerem Beobachtungs- und Versuchsmaterial nicht mehr; nur darf man nicht erwarten und unsere Erfahrungen darüber nicht dementsprechend beurteilen, daß ein so kompliziertes System, wie selbst der primitivste Organismus es ist, auf die ebenfalls stets komplexen äußeren Einwirkungen in durchaus einfacher Weise antworten wird. Gerade diejenigen Schriftsteller, welche dem Plasma und insbesondere dem Keimplasma eine schier unerschöpflich hohe Zusammensetzung zuschreiben — siehe Weismanns Determinantenlehre! —, lassen das ganze Variationsgeschehen aus inneren Ursachen erfolgen und werden darin bestärkt durch ihre oft mehr als naive, sowohl unphysikalische als unphysiologische Deutung der Befunde, die sie mit Wirksamkeit äußerer Ursachen gemacht haben. Sie bedenken nicht, daß in dem Maße, als ihre Voraussetzung eines komplexen organischen Baues zutrifft, auch die unorganischen Mächte in ihrem Zusammentreffen mit den organischen das elementar-einfache Gepräge verlieren müssen.

Im folgenden gebe ich deshalb eine Zusammenstellung der wichtigsten Punkte, gegen die der Experimentator, Beobachter und Theoretiker nicht sündigen darf, — bei sonstiger Gefahr, daß Ergebnisse zustande kommen, die wegen ihrer scheinbaren Widerspruchsfülle dazu verleiten, der Außenwelt jeden bestimmenden Einfluß abzusprechen und nur den inneren Variationsmechanismus gelten zu lassen:

1. Ein und derselbe Faktor, in gleichem Grade angewendet, kann dennoch verschiedene Reaktionen an Individuen gleicher Rasse hervorbringen, wenn diese von verschiedener örtlicher Herkunft sind: z. B. verhalten sich Exemplare, die aus nördlichen Gegenden stammen, viel empfänglicher gegen Wärmewirkung als solche aus südlichen Gegenden. Dieser oft übersehene Umstand wird zur häufigen Fehlerquelle bei Freilandbeobachtungen, indem er gewisse Veränderungen der Feuchtigkeit und Kühle zuzuschreiben verleitete, die in Wahrheit der Wärme und Trockenheit zuzuschreiben waren, wenn der veränderte Bestand eine relativ wärmere und trockenere Terraininsel inmitten eines kühl-feuchten Revieres bewohnte und dann für die Kontrastwirkung um so empfänglicher geworden war.

2. Ein und derselbe Faktor, in verschiedenen, wenn auch nahe beieinander liegenden Graden angewendet, bewirkt an dieser Grenze oft entgegengesetzte Reaktionen bei Individuen gleicher Rasse und Herkunft: z. B. liegt für die grüne Wieseneidechse (Lacerta serpa, — vgl. auch S. 155 und 326) bei 37° C ein kritischer Punkt, bis zu welchem die schwarzbraunen Farbstoffe („Melanine") sich vermehren und Schwarzfärbung („Melanismus") erzeugen, von dem ab aufwärts aber selbst sie der Hitze nicht mehr standhalten, an stärkst exponierten Stellen zerstört werden und eine hellfleckige („melanoleukische") Form entstehen lassen.

3. Ein und derselbe Faktor pflegt, in seinen gegensätzlichen Extremen angewendet, gleiche Reaktionen hervorzurufen: von chemischen (S. 169) und thermischen Einflüssen (S. 267) haben wir dies schon gehört: es reagieren Käfer und Schmetterlinge auf Frost und Hitze mit gleichen Abänderungen, während Wärme und Kühle hiervon und untereinander abweichende Änderungen hervorbringen; es gibt z. B. einen Hitze- wie einen Frostmelanismus und — bei noch stärkeren Extremen — einen Hitze- und Frostalbinismus.

4. Verschiedene Faktoren können, auf gleichartige und auch sonst gleichbeschaffene Organismen angewendet, von gleichen Reaktionen begleitet sein: Melanismus z. B. kann, wie wir vernahmen, durch beide Temperaturextreme, aber auch durch beide Feuchtigkeitsextreme, ferner durch schwarzen Boden (S. 156 und 268) und endlich durch reiche Ernährung zustande kommen. Freilich gewährt dann die unter gemeinsamem Namen, wie „Melanismus", zusammengefaßte Erscheinung nicht jedesmal genau das gleiche Bild; so kommt Dürremelanismus bei Echsen durch Verdüsterung der Grundfarbe und dadurch sekundär bedingtes Verschwinden der Zeichnung, Hitzemelanismus durch Ausbreitung der Zeichnung und dadurch bedingtes Verdrängtwerden der Grundfarbe zuwege.

5. Zwei aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien verhalten sich manchmal ein und demselben Faktor gleichen Grades gegenüber verschieden oder sogar konträr: bei Froschlarven bis knapp vor Durchbruch der Vorderbeine wirkt qualitative Unter-

ernährung, — von nun an Überernährung verzögernd auf die Verwandlung, ebenso bei Molchlarven, wo nur das Stadium nicht so markant zu bestimmen ist wie bei Froschquappen. Beim Blattkäfer läßt Veränderung der Larve durch Temperatur und Feuchtigkeit den Käfer unverändert, wogegen er bei Beeinflussung der Puppe (S. 272) verändert ausschlüpft.

6. Die Faktoren sind dann mit Roux noch zu scheiden in voraussetzende (realisierende oder aktivierende) und bestimmende (determinierende oder spezifische). Wir benötigten diese Unterscheidung schon früher (S. 56, 57) für das Verständnis der Reizvorgänge; ein uns zum Teil ebenfalls bereits bekanntes Beispiel (S. 268) ergänze sie nunmehr in bezug auf die Reizwirkung: beim Feuersalamander vergrößern sich auf gelbem Boden die gelben Flecken, auf nassem Boden entstehen zwischen den alten Flecken zahlreiche neue, kleine Sprenkel: beides unterbleibt im Finstern. Farbe und Feuchtigkeit sind hier determinierende Faktoren, das Licht ist für beide Erscheinungen der realisierende Faktor. —

Ein allgemeiner Überblick experimenteller Ergebnisse, die mit Einwirkenlassen äußerer Faktoren bisher erzielt worden sind, gewährt uns zunächst mit de Vries den Eindruck, dem wir uns schon bei Besprechung der geschlechtsbestimmenden Ursachen nicht entziehen konnten (S. 187): daß nämlich viele, wenn nicht alle äußeren Einflüsse sich schließlich auf solche der Ernährung zurückführen lassen, auf zeitweise Schwankungen und Intensitätsverschiedenheiten im Chemismus des Stoffwechsels. So wird bei Temperaturerhöhung die Assimilationstätigkeit wechselwarmer Lebewesen stärker; und so kommt es, daß viele Resultate, die in der Variations- und ebenso in der Sexualitätsforschung der Wärme zugeschrieben werden, ganz ebenso auch durch Mast erreicht werden können. Alle Einflüsse, die den Stoffwechsel in günstiger Weise verschieben, erzeugen kräftigere, meist dunklere oder glänzende Farben, zuweilen bis zu totaler Schwärzung; bedeutendere Körpergröße, reichere strukturelle und architektonische Ausbildung, — lassen das Weibchen Geschlechtsmerkmale des Männchens hinzugewinnen. Alle Einflüsse, die den Stoffwechsel herabsetzen, erzeugen mattere oder blassere Farben, zuweilen bis zu albinoähnlichen Bleichungsformen, Zwergwuchs (Nanismus), Einschmelzung gestaltlicher Differenzierungen, — lassen das Männchen eines Teils seiner Geschlechtsabzeichen verlustig gehen und so zum kindlichen oder weiblichen Typus degradiert werden.

Wärme und geringe Dichte des Aufenthaltsmediums wirken besonders mit Vergrößerung der oberflächlichen, unter genannten Bedingungen ungehinderter wachsenden Flächen (Hautanhänge, Schalen, Borsten, Stacheln, Lappen, Blätter); doch ist damit nur größere Wachstumsgeschwindigkeit, nicht auch absolute Größenzunahme des Gesamtkörpers verknüpft, indem spezielle Hitzeformen im Gegenteil oft kleiner bleiben. Eindringen von Feuchtigkeit in die dadurch praller („turgeszenter") werdenden Gewebe — oft eine Gefolgserscheinung bei

Abnahme des Salzgehaltes im Wasser — verursacht hingegen durch fortgeführtes Teilungswachstum der Zellen außerdem auch erhöhte Endgrößen. Schwerkraft, mechanische Kräfte sowie Magnetismus und Elektrizität (siehe die Davenportsche Einteilung der äußeren Agentien auf S. 55, 56) haben gewöhnlich nur einen geringen, teilweise rasch vorübergehenden, nicht dauernd und erblich fixierbaren Einfluß auf die Variabilität, die sich hier mehr in Schädigung oder Förderung äußert, nicht aber im Zustandekommen echter organischer Varianten. Jede Schwankung in den Lebensumständen, welcher Energieart sie auch angehöre, hat aber Erhöhung, — jeder Ausgleich, Beständigkeit in der Lebenslage hat Verminderung der Variabilität zur Folge.

b) Allmähliche und sprungweise Veränderung (Modifikation und Mutation)

Im gleichartigen Bestande einer Tier- oder Pflanzenrasse treten bisweilen mit einem Male wenige oder viele Exemplare auf, die eines oder mehrere, anscheinend ganz neue, wenigstens hier noch nie gesehene Merkmale zeigen. Solche Exemplare heißen Mutanten, die abweichenden Merkmale Mutationen, auch diskontinuierliche oder Sprungvariationen. Dabei möge man nicht unbedingt an große Sprünge denken: auch kleine Schritte kommen vor und fallen unter den Begriff. Ist das ganze Aussehen eines Lebewesens verändert, so spricht man von Totalmutation, — sind nur wenige Merkmale verändert, von Partialmutation. Sind dem bisherigen Merkmalsschatz anscheinend neue Elemente hinzugefügt worden, so nennt man die Mutation progressiv; ist die Veränderung durch Fortfall von Elementen zustande gekommen, so ist sie degressiv; stellt sie einen früheren Zustand wieder her, so heißt sie regressiv. Die regressive oder retrogressive Mutation deckt sich daher teilweise mit dem alten Sammelbegriff des Rückschlags oder Atavismus.

Fragen wir nach Ursachen der Mutation, so sollten es nach ursprünglicher Ansicht des Ausgestalters der neuzeitlichen Mutationstheorie, de Vries, und seiner Schule nur innere Ursachen sein: Erschütterungen in der molekularen Struktur des Keimplasmas, wobei die bisherige Koppelung der Elemente eine Verschiebung erfährt. De Vries vergleicht den Vorgang mit dem Fall eines auf die Kante gestellten Prismas, das nun mit einer anderen Fläche auf den Boden zu liegen kommt als derjenigen, wo es vorher lag; ohne daß von außen etwas hinzugekommen oder weggenommen worden wäre. Noch passender ist der Vergleich mit einer Kaleidoskopröhre: die bunten Splitterchen in ihrem Innern entsprechen den Eigenschaftsanlagen und erfahren nach jeder Drehung der Röhre ohne Veränderung ihrer Zahl und Beschaffenheit eine Lageveränderung, mit der zugleich eine Bildveränderung gegeben ist; jedesmal erscheint ein anderer Stern, aus gleichgebliebenen Bestandteilen stets aufs neue harmonisch geordnet.

Vergessen wir aber nicht, daß, um das Prisma auf die Kante und in labiles Gleichgewicht zu stellen, — um das Kaleidoskop zu drehen, eine äußere Kraft nötig war. Und die ist eben auch bei der organischen Mutation stets wirksam. Es ist sehr bezeichnend, wie viele Mutationen erstens gerade im Gefolge klimatisch ungewöhnlicher Jahre auftauchen (Simroth); zweitens an Lebewesen, die in Kultur genommen wurden, in den Zustand der Domestikation und damit in gründlich veränderte Lebenslage gerieten; drittens an Organismen, die aus ihrem Vaterlande verschleppt und in einer neuen Heimat verwildert sind; viertens an solchen, die willkürlich des Experimentes halber veränderten Bedingungen ausgesetzt werden. Die berühmtesten Mutanten fallen stets in eine von diesen Kategorien: so die de Vriesschen Mutanten von Oenothera Lamarckiana, der aus Nordamerika stammenden und in Europa verwilderten Nachtkerze; so die krummbeinigen Otterschafe, aufgetreten in einer aus Europa nach Nordamerika exportierten und dort zur Weide getriebenen Herde; so die allgemein als Mutationen bezeichneten Experimentalformen der Towerschen Blattkäfer (Taf. III, Fig. 2); so endlich die Mutante des gewöhnlichen Schöllkrautes (Chelidonium majus) mit tief fiederschnittigen, statt bloß seicht gesägten Blättern, das Ch. laciniatum, welches in einem Garten mit gedüngter und somit auch sonst anders als in unberührter Natur zusammengesetzter Erde entstanden war.

Mit Annahme äußerer Triebkräfte als Ursachen der Mutation steht auch das sonst unerklärliche Phänomen der Mutations- und Prämutationsperioden im Einklang. Die Lebensbedingungen wirken verändernd auf den Organismus; aber nicht sogleich kommt notwendigerweise die Veränderung äußerlich sichtbar zum Durchbruch. Benützen wir wieder den Vergleich mit Prisma und Kaleidoskop: das Prisma stellt sich auf die Kante, die Kaleidoskopröhre dreht sich langsam; aber noch fällt jenes nicht auf die andere Fläche, noch bleibt das Bild im Rohr unverändert. Schließlich kommt ein Augenblick, da die treibende Kraft das statische Gleichgewicht unseres Analogieobjekts, das dynamische Gleichgewicht des Lebewesens überschreitet: und nun plötzlich fällt es in den neuen Gleichgewichtszustand hinein, der sich jetzt auch nach außen hin dem ehemaligen Zustand gegenüber als deutliche Veränderung kundgibt. Da die veränderten Lebensbedingungen immer auf einen ganzen Bestand von Individuen gleichzeitig und gleichsinnig einwirken, so wird jener Moment des „Umschnappens" ebenfalls bei vielen oder allen gleichzeitig eintreten, so daß der Mutationsprozeß dadurch nicht sowohl einen periodischen, als auch gleichsam epidemischen Charakter annimmt.

Es verbleibt uns das Verhältnis der in vollem Umfang erblichen diskontinuierlichen oder sprunghaften Variationen („Mutationen") zu den angeblich nicht erblichen kontinuierlichen oder schrittweisen Variationen („Modifikationen" oder „Fluktuationen") abzugrenzen. Zunächst ist der in den Bezeichnungen ausgedrückte Unterschied aufzu-

geben, wonach alle Veränderung, die vererbbar sein soll, einen großen, — jene, die nicht vererbt wird, einen kleinen Schritt oder Sprung ausmacht. Halten wir uns deshalb an die Ausdrücke „Mutation“ für die erblichen, „Modifikation“ für die nicht erblichen Veränderungen. Es gibt Mutationen, die so klein sind, daß sie nur mit subtilsten Mitteln der Forschung erkannt werden; und es gibt Modifikationen, die dem Organismus ein total verändertes Aussehen verleihen und trotzdem bei seinen Nachkommen nicht wiederkehren. An einem zweiten Unterschied wird von vielen Vererbungsforschern noch festgehalten, nämlich daß nur solche Veränderungen als Mutationen und wirklich vererbend anzusehen seien, die beim erstmaligen Auftreten sofort den maximalen Grad ihrer Ausbildung erlangen und dann sofort konstant bleiben, also auch schon bei der nächsten Generation in vollem Umfang wiedererscheinen. Veränderungen aber, die einen allmählichen Zuwachs erfahren, seien als Modifikationen zu betrachten; und wenn der Zuwachs sich nicht bloß am Individuum, sondern auch in einigen aufeinanderfolgenden Generationen summiert, so sei das keine echte Vererbung, sondern bloß „Nachwirkung“, — gleich derjenigen, die gesunde, kräftige, wohlgenährte Individuen ganz unspezifisch auch wieder nur ebensolche gut konstituierte Nachkommen erzeugen läßt.

Gegen diese Konstruktion müssen gewichtige Gründe geltend gemacht werden: einmal kommt auch bei Formen, die einhellig als Mutationen gelten, Abgestuftsein des Variationsmaßes je nach Stärke der äußeren Einwirkung vor, so bei Towers Kartoffelblattkäfern; dann kommt bei ebenso zweifellosen Mutanten in der erblich übertragenen Form eine gewisse Abschwächung des Variationsausmaßes vor; zum dritten trifft die völlige individuelle Konstanz und volle generelle Erblichkeit hauptsächlich bei solchen Mutationen zu, deren Ursachen nicht bekannt sind (sogenannte „spontane“, „autogene“ Veränderungen oder „Sports“), aber selbstverständlich irgendwie unkontrollierbar in den Kulturbedingungen enthalten sind. Diese verantwortlichen Ursachen wirken dann unerkannt und ununterbrochen auf sämtliche Generationen ein, die eben deshalb sich in ihrer Veränderung gleichbleiben. Viertens tritt unter Umständen ein und dieselbe Veränderung bald als erbliche Mutation, bald als nicht erbliche Modifikation auf; das treffendste Beispiel dafür aus dem Tierreich ist abermals die Blattkäferzucht von Tower (Taf. III, Fig. 2); aus dem Pflanzenreich die weiß-, statt rotblühende chinesische Primel laut Baur.

Sollten wirklich diese Veränderungen, beide Male in genau gleicher Gestalt auftretend und nur in ihrer erblichen Kraft verschieden, das eine Mal etwas prinzipiell Verschiedenes sein als das andere Mal? Liegt es nicht näher, daß die Veränderung im Falle der Nichterblichkeit nur einfach minder tief reicht, nicht bis ins Gefüge des Keimplasmas hinein? —: entweder weil der sie bewirkende Faktor nicht zur richtigen, empfänglichen Zeit, oder weil er nicht stark und lange genug eingewirkt hat; oder endlich, weil die Veränderung von mehreren unspezifischen

Faktoren (z. B. das eine Mal durch Wärme, das andere Mal durch Feuchtigkeit) in gleichem äußeren Gepräge, aber zunächst verschiedenem Resultat in bezug auf Erblichkeit geschaffen werden kann. Das erste trifft nachweislich zu bei den mutationsgleichen Modifikationen des Kartoffelkäfers; das zweite gilt für die Mehrzahl nichterblicher Modifikationen; das letzte vermute ich für die weißblühenden Sorten der chinesischen Primel. — Modifikation und Mutation erscheinen danach nur als Stadien ein und desselben Variationsgeschehens: *die Modifikation ist nur unfertige Mutation, die Mutation lediglich besonders schnelle und intensive Modifikation.* In dem einen Falle vollzieht sich alles Nötige schon im Verlaufe einer Keimesentwicklung; dann erscheint es uns, selbst wenn nur ein kleiner Schritt vorliegt, als Mutation, — vorausgesetzt, daß es erblich ist (was oft der Fall, da so schneller Vollzug mit großer Intensität der verantwortlichen Reizwirkung einhergeht). Im anderen Falle vollzieht es sich erst im Laufe einer, obgleich zuweilen nur wenige Generationen betragenden Stammesentwicklung; dann erscheint es uns, selbst wenn schließlich schon ein großer Schritt vorliegt, wegen der Steigerungsfähigkeit als „bloß nachwirkende", fluktuierende Modifikation. Verschieden ist nur entweder der in der Entwicklungseinheit (Individuum, Generation) zurückgelegte *Weg*, falls die erzielten Veränderungen in zwei gegebenen Fällen ungleich stark sind; oder verschieden ist die *Geschwindigkeit*, mit der dieser Weg durchmessen wurde, wenn die Veränderungen in beiden Fällen (bei Mutation und Modifikation) gleich stark sind.

Nach dieser Auseinandersetzung erst sind wir in der Lage, zwei Einwände zu berücksichtigen, die im Abschnitt über Vererbung erworbener Eigenschaften, gegen die sie sich richten, noch nicht erörtert werden konnten. Die Gegner der Lehre, daß körperlich („somatogen") und geistig-seelisch („psychogen") erworbene Eigenschaften sich vererben, setzen den bejahenden Befunden außer den Einwürfen, die wir schon kennen gelernt haben, noch folgende beiden Haupteinwände entgegen: die einen sagen, *es handle sich „nur" um Mutation*, wobei sie Mutationen aus unbekannten inneren Ursachen meinen oder die Außenwelt höchstens als unspezifischen Auslösungsfaktor einer längst keimplasmatisch vorbereiteten Umgestaltung gelten lassen. Die anderen sagen, *es handle sich um bloße Modifikation*, deren Nachwirkung geeignet sei, Erblichkeit vorzutäuschen. Es ist klar, daß diese Einwände einander im eigensten Sinne ihrer Urheber widersprechen, denn ist Mutation und Modifikation etwas Verschiedenes, so können dieselben Neuerwerbungen nicht beides zugleich sein. Betrachten wir aber Modifikation und Mutation in unserem Sinne, also auf der Basis eines überbrückbaren Gradunterschiedes, so entfallen die Einwände ganz, denn dann dürfen wir uns mit der Umkehr des Einwurfes: „Erworbene Eigenschaften sind ja nichts weiter als Mutationen" gerne einverstanden erklären, indem wir sagen: „*Alle Mutationen sind nichts weiter*

als vererbbare erworbene Eigenschaften!" Gleichwie auf dem Boden des Keimplasmabegriffes (S. 277), ist somit auch auf demjenigen der Variations- und Mutationslehre für einsichtsvolle Gegner die Möglichkeit eines Ausgleiches ihrer zum Wortstreit herabgesunkenen widersprechenden Meinungen gegeben.

c) Ausgleichung (Akkommodation) und Anpassung (Adaptation).

Man begegnet häufig dem Fehler, daß jede durch äußere Beeinflussung erzeugte Veränderung als „Anpassung" bezeichnet wird. Nun ist dies unzulässig schon mit Rücksicht auf die im Worte angedeutete zweckmäßige Beschaffenheit der Anpassung. Außer der zweckmäßigen (adaptiven) gibt es zwecklose (indifferente), ja sogar zweckwidrige (destruktive) Abänderungen; nur die ersten entfallen in den Begriff der Anpassung, — und von „schädlichen Anpassungen" zu reden ist ein Unding.

Anderseits ist nicht zu leugnen, daß durch jede aus der Umgebung kommende Veränderung ein Gleichgewichtszustand zwischen Lebewesen und Milieu hergestellt wird. Tietze formuliert diesen Tatbestand in seinem Gleichgewichts- oder Proportionalgesetz, das in Anwendung auf Organismen nichts weiter ist als ein Sonderfall des allgemeinen Ursachen- oder Kausalgesetzes: „Jedes, namentlich aber auch jedes organische Ding, ist von einem oder mehreren anderen Dingen (von seiner Umgebung) derart abhängig, daß es infolge der Veränderung derselben, wenn sie es nicht vernichtet, selbst automatisch eine partielle Veränderung erleidet und daher automatisch zu einem partiell neuen Ding wird. Selbstverständlich ist diese Veränderung des abhängigen Dings zu der es beherrschenden Umgebung stets proportional. Diese Proportionalität hat die Wirkung, daß einerseits die erlittene Veränderung nicht ins Endlose statthat, sondern, von der Umgebung abhängig und daher durch sie in ihrem Maße beschränkt, nach Erreichung der entsprechenden Proportion aufhört, aber auch den Angriff der Umgebungsänderung aufhören macht."

Nur braucht, wie gesagt, der stattgefundene Ausgleich zwischen Lebewesen und Aufenthaltsmedium fürs erstere nicht immer förderlich zu sein, sondern kann zwischen fördernd und vernichtend alle Mittelstufen von gleichgültig zu unzweckmäßig einnehmen. Es empfiehlt sich daher, für die sichtbarlich mit der Außenwelt kausal zusammenhängenden Veränderungen ohne Rücksicht auf ihren Nutzen das Wort „Ausgleichung" (Akkommodation, Adäquation) einzuführen. Da wir im vorletzten Abschnitt, der die Variation im allgemeinen behandelte, die Ansicht aussprachen, daß die äußeren Energien in letzter Instanz für sämtliche Abänderungen verantwortlich seien, so könnte es scheinen, als decke sich der Begriff „Akkommodation" mit demjenigen der „Variation" und sei überflüssig; wir wollen ihn indes auf solche Variationen beschränken, die offenkundig und unmittelbar von äußeren Umständen ab-

hängen, — wollen ihn nicht auch auf jene Variationen ausdehnen, die durch vielfache Vererbung eine gewisse Unabhängigkeit von der Außenwelt erlangt haben. Variation stelle den weitesten Begriff dar, worin alle Abweichungen inbegriffen sind, namentlich auch solche, die durch den inneren Ursachenmechanismus der Chromatinverteilung, inneren Sekretion, des Altwerdens, Geschlechtes und sonstiger ererbter Konstitutionen zutage treten; Akkommodation sei der engere Begriff, gültig für die besonderen Abweichungen, welche von Licht, Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrung geschaffen werden und als erworbene Konstitutionen zutage treten. Und wieder innerhalb dieser Akkommodation befinden sich die Adaptionen von speziell und deutlich zweckmäßigem Charakter eingeschlossen. Scharfe Grenzen bestehen natürlich zwischen Akkommodation und Adaption ebensowenig wie zwischen Modifikation und Mutation; feste Grenzen gibt es nirgends in der Natur, — und wollte man nach solchen fahnden, so wäre jede, unseren Begriffen noch so notwendige Unterscheidung illusorisch. In unserem Fall ist keine Schranke auffindbar, einerseits, weil wir nicht immer mit Sicherheit zu beurteilen imstande sind, ob eine nutzlos erscheinende Ausgleichung ihrem Träger wirklich keinen Vorteil bringt und dann als Anpassung zu betrachten wäre; anderseits sind wir leicht geneigt, einen Nutzen hineinzugeheimnissen, wo in Wirklichkeit vielleicht eine ganz indifferente Ausgleichung vorliegt; drittens endlich kann ein und dieselbe Einrichtung zuzeiten nützlich, zu anderen Zeiten gleichgültig oder schädlich sein oder sogar gleichzeitig ihre guten und schlechten Seiten haben.

Nicht bloß, wie man's gewöhnt ist, für die eigentlichen Anpassungen, sondern für alle Ausgleichungen gilt die übliche Einteilung in direkte oder passive (Geoffroysches Prinzip) und funktionelle oder aktive (Lamarcksches Prinzip). Direkt ist eine Ausgleichung, wenn die lebende Substanz durch chemisch-physikalische Wirkung geändert worden ist (z. B. Bräunung der Haut durch ultra-violette Strahlen); funktionell — das Wort „indirekt" vermeide ich hier, weil man öfter die durch Zuchtwahl bedingten selektiven Anpassungen (vgl. den folgenden Abschnitt) so bezeichnet findet — ist eine Ausgleichung dann, wenn die lebende Substanz sich durch geänderte Betätigung selbst geändert hat (z. B. Stärkung eines Muskels durch Übung). Natürlich ist sie zum veränderten, vermehrten, verminderten Gebrauch mittelbar gleichfalls durch chemisch-physikalische Zustandsänderungen gezwungen worden.

Abermals haben wir das Fehlen klarer Grenzen zu betonen. Bei der direkten und funktionellen Ausgleichung ist dies um so wichtiger, als noch immer behauptet wird, jene sei unter Umständen erblich bzw. unterliege der „Nachwirkung" oder „Scheinvererbung", — während für diese angeblich noch kein einziges einwandfreies Beispiel bekannt sei, wo ein durch Gebrauch oder Nichtgebrauch erworbenes Merkmal seinen Erwerber und Träger überlebt habe. Zuerst sei daran erinnert, daß der Unterschied zwischen beiden Hauptarten der Akkommodation nur

darin besteht, daß die elementaren Energien unmittelbar oder durch Vermittlung geänderter Organtätigkeit verändernd wirken. Wie sie aber auch abgesehen davon ineinander übergehen bzw. eigentlich überall zusammenfallen, soll am Beispiel des Farbenwechsels illustriert werden.

Das Chamäleon ist in dieser Hinsicht berühmt geworden; doch sein Farbenwechsel interessiert uns hier weniger, weil er nicht auf der Fähigkeit beruht, sich einer Umgebung von beliebiger Farbe anzupassen, sondern nur von verschiedenen Erregungszuständen — Wohlbefinden, Hunger, Zorn, Liebe und Schreck — bestimmt wird. Gewisse auf dem Grund der Gewässer lebende Fische (S. 311, Abb. 81), Krebse und Kopffüßer dagegen nehmen wirklich, wie uns übrigens (S. 72, 268) nicht mehr neu ist, in wenig Stunden oder sogar Minuten die Farbe des Bodens an, auf den sie bei ihren Wanderungen gelangen oder auf den sie absichtlich des Experimentes halber gesetzt werden. Verästelte Farbstoffzellen der Haut (Farbstoffträger oder „Chromatophoren") ziehen sich je nachdem zusammen oder dehnen sich aus (Abb. 78); auf hellem Grunde erfolgt Kontraktion und daher allgemeine Aufhellung; auf dunklem



Abb. 78. Farbstoffzelle (Chromatophor) eines Krebses (Garneele, Palaemon) links in Kontraktion, nach rechts in zunehmender und endlich maximaler Expansion.
(Unter Benutzung der Figuren von Megusar.)

Grund Expansion und deshalb allgemeine Verdüsterung. Auf gemischtem Grund lokale Kontraktion, an anderen Stellen zugleich Expansion, so daß helle und düstere Flächen in entsprechender Flecken- oder Marmelzeichnung miteinander abwechseln. Bewirkt der Farbwechsel, wie bisher beschrieben, nur den Helligkeitsgrad und die Verteilung von Licht und Schatten, so wird durch auswahlweise Kontraktion und Expansion — Zusammenziehung der ungleichfarbigen, Ausdehnung der gleichfarbigen Chromatophoren — auch spezifische Farbanpassung erreicht. Menge und Art der Farbstoffe („Pigmente") bleibt bei diesem schnellen, „physiologischen" Farbwechsel dieselbe; die Farbausgleichung beruht nur auf den Bewegungen und Stellungen der in ihrer Zahl konstant bleibenden Farbstoffzellen.

Fast noch geläufiger als die Existenz von Tieren mit raschem Bewegungsfarbwechsel ist das Faktum, daß sehr viele Tiere dauernd ihrer Umgebungsfarbe in hohem Grade gleichen: die wüstenfarbigen Löwen und Gazellen, die schneefarbigen Eisbären und Hermeline, die erdfarbenen Hasen (S. 310, Abb. 80), Hamster, Sperlinge und Lerchen, die gras- oder laubfarbenen Smaragdeidechsen und Heuschrecken (S. 313, Abb. 82) sind Besitzer solcher Schutz- oder Deckfarben. Obgleich derartige Farbanpassungen nicht so schwankend sind und sich nicht so

leicht rückgängig machen lassen wie die anderen, können wir uns doch auf experimentellem Wege eine Vorstellung davon machen, wie sie zustande kommen. Man hat sie bisher meist als ein Ergebnis der Zuchtwahl angesehen, ja als einen der letzten Punkte, wo die Zuchtwahlwirkung zur Erklärung organischer Zweckmäßigkeit und Merkmalsentstehung unentbehrlich sein sollte. Wir werden im nächsten Abschnitt resümieren können, daß selbst die protektiven Färbungen für das Zuchtwahlprinzip keine Zufluchtsstätte mehr bedeuten; jetzt schaffen wir für dieses Schlußergebnis das notwendige tatsächliche Fundament.

Geeignete Versuchsobjekte, wie Salamander (S. 268, Abb. 72, und S. 269, Abb. 73), Kröten, Nacktschnecken, nehmen, jahrelang auf bestimmtfarbigem Grund gehalten, nach und nach dessen Tönung und Zeichnung an. Dieser langsame Farbwechsel beruht nicht auf wechselweisem Zusammenziehen und Ausdehnen der dabei konstant bleibenden Pigmentvorräte, überhaupt nicht auf Pigmentbewegung und -Verschiebung, sondern auf Vermehrung bzw. Verminderung entsprechender Sorten von Farbstoffzellen. Auch hier begegnen wir behufs Herstellung spezieller Farbanpassungen dem elektiven Verfahren: gleichfarbige Chromatophoren schlagen ein beschleunigtes Teilungstempo ein, ungleichfarbige hören zu wachsen auf. Eine tiefe Kluft schien diesen langsamen „morphologischen“ oder Gestaltungsfarbwechsel vom schnellen physiologischen oder Bewegungsfarbwechsel zu trennen. — Nun vergegenwärtige man sich aber folgenden Fall: eine halbwüchsige Salamanderlarve wird auf gelbem Grund gehalten; alsbald sieht sie vorwiegend gelb aus, weil ihre gelbes Pigment führenden Farbstoffzellen sich expandiert haben. In diesem Zustande der Ausdehnung geht aber die Kohäsion der Zelle eher verloren als im Zustande der Zusammenballung; die Zelle teilt sich früher, als sie es kontrahiert getan haben würde, in zwei Zellen, die sich nun ihrerseits ausdehnen und rascher zur abermaligen Vermehrung gelangen usw., wodurch die andersfarbigen, kontrahierten Elemente verdrängt und aufgesogen werden. So stellen sich morphologischer und physiologischer Farbwechsel als bloße Entwicklungsstadien ein und desselben Farbengeschehens dar und stehen in innigem genetischen Zusammenhange.

Nun aber weiter: wir sahen, daß die Resultate des Gestaltungsfarbwechsels vielfach erblich sind. Man pflegt sie unter die „direkten Ausgleichungen“ einzureihen und daher an ihrer Erblichkeit — wobei es für Gegner der Vererbung erworbener Eigenschaften nur heißen muß: „Scheinerblichkeit“ — weiter nichts Auffälliges zu finden. Beruht denn nicht aber auch diese direkte Ausgleichung auf einer geänderten Funktion? Wenn der morphologische Farbwechsel dem physiologischen entspringt, so ist seine erste Ursache die geänderte Aktivität des Farbzellenapparates, vermöge deren die eine Zellsorte in Zusammenziehung, die andere in Ausdehnung übergeht.

Ein anderes Beispiel dafür, daß direkte und funktionelle Ausgleichungen keine wirklich getrennten Dinge sind, bietet die Untersuchung

der menschlichen Fußsohle (Abb. 79). Schon beim alten Anatomen Albinus findet sich die Angabe, daß die mächtige Hornschwiele, die sich dort proportional der Druckbeanspruchung, also gesteigert durch Körpergewicht und vieles Gehen, entwickelt, schon beim Neugeborenen vor Gebrauch der Beine als Verdickung der entsprechenden Hautpartien nachweisbar sei. Semon hat diesen eklatanten Fall der Vererbung einer funktionellen Veränderung neuerdings nachgeprüft und bestätigt; ja gefunden, daß die Verdickung der Oberhaut und das durch starke

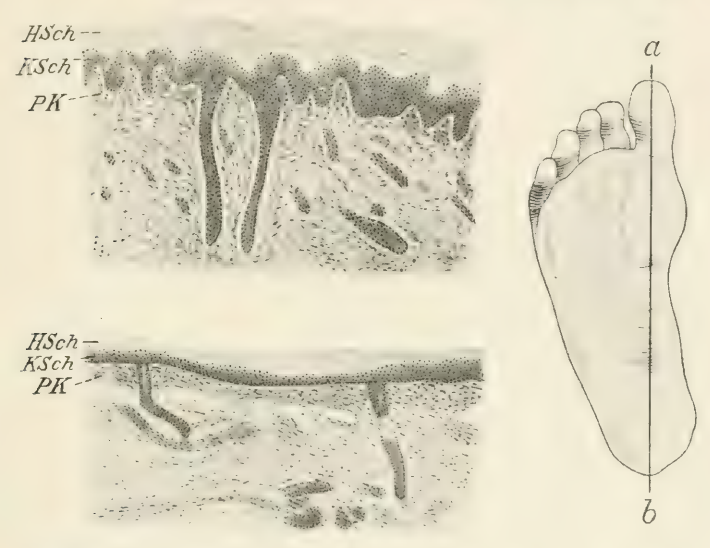


Abb. 79. Vererbung der Druckschwielen-Anlage auf der menschlichen Fußsohle: rechts Sohle mit der „Meyerschen Linie" stärksten Auftretens und stärkster Schwielenbildung (a b). Links oben Schnitt durch die Haut der Fußsohle, unten des Fußrückens bei einem $7^1/_2$ Monate alten Embryo: HSch Hornschicht, KSch Keimschicht der Oberhaut, PK Papillarkörper der Unterhaut.

(Die Schnitte nach Semon, die beigegebene Orientierungsfigur aus Altschul, Körper- und Gesundheitslehre.)

Faltungen angezeigte raschere Wachstum des Papillarkörpers der Unterhaut schon im siebenten Embryonalmonat sehr deutlich sei, -- sowie, daß es an denjenigen Stellen am ausgesprochensten sei, die zum späteren stärksten Lastentragen ausersehen sind: Beere der großen Zehe, Fußballen, Ferse. Auch ein angeborener („kongenitaler") Klumpfuß, dessen Rücken zum Auftreten benützt wurde, zeigt an denselben Stellen der Sohle die charakteristischen Hautverstärkungen. Damit die veränderte angepaßte Benützung zustande komme, mußte eine direkte passive Beeinflussung stets vorausgegangen sein: im Falle der Schwiele ist dies der Druck, ein mechanisches Agens. Die Gegner der Vererbung erworbener Eigenschaften werden dieses Argument sofort aufgreifen und die Schwiele als passive Anpassung deuten, ihren Charakter als erbliche aktive An-

passung bestreiten. Wir vermögen umgekehrt zu folgern, daß aktive Anpassungen ebenso erblich sein müssen wie passive, weil erstere so gut wie letztere einer direkten Bewirkung bedürfen, und diese so gut wie jene mit angepaßter bzw. ausgeglichener Organtätigkeit Hand in Hand gehen.

3. Auslese (Selektion)

a) Kampf ums Dasein (Panparasitismus)

Da die Anpassungen, wie wir erfuhren, durch Wechselwirkung zwischen Organismus und Außenwelt teils unmittelbar, teils als „funktionelle Selbstgestaltung des Zweckmäßigen" (Roux) zustande kommen, so sollte man erwarten, daß kein weiteres treibendes Moment notwendig wäre, um Artenwandel und Höherenwicklung zu verstehen. Indessen der Grundsatz einfachster Erklärung in der Wissenschaft hat insoweit Schiffbruch gelitten, als die elementarsten Zusammenhänge nicht schon immer die zutreffenden und erschöpfenden sind: im Besitze einer auf solche gegründeten Deutung darf man sich also nicht zufrieden geben und andere Möglichkeiten abweisen, sondern muß trotzdem nach komplizierteren Zusammenhängen Umschau halten.

Die zweckmäßigen Abänderungen entstehen allerdings unabhängig von jedem anderen Prinzip als dem der Eigenwirkung und des Bewirktwerdens; aber es entstehen auf dieselbe Weise auch unzweckmäßige und zwecklose Abänderungen. Doch sehen wir im allgemeinen, daß die Lebewesen sehr zweckentsprechend ausgerüstet sind, daß ihre Lebenswerkzeuge mit der Präzision gut berechneter und tadellos konstruierter Maschinen arbeiten. Es muß also eine Triebkraft geben, die das Untaugliche entfernt, so daß allmählich vorwiegend Taugliches übrigbleibt.

Diese auslesende Kraft entdeckte Ch. Darwin im Kampf ums Dasein („struggle for life"). Er wird geführt zwischen den Lebewesen untereinander als Wettbewerb um Nahrung, Raum, Licht, Luft und Wärme; er besteht aber auch zwischen den Organismen insgesamt und den anorganischen Gewalten, deren Elementarereignisse fortwährende Angriffe gegen das Leben richten — Angriffe, die durch Ausgleichung und Anpassung pariert werden müssen. Wo dies nicht gelingt, weil der Organismus zu schwach war, da wird der Schwache „ausgelesen", der Starke darf als „auserlesen" übrigbleiben. Das bedeutet noch nicht sofort absolute Vernichtung, Tötung des Schwachen, sondern zunächst nur seine „Deklassierung", Herabdrückung auf ein niedrigeres, schlechteres Niveau der Lebensführung. So wird der geschwächte Organismus als Ballast des Lebens gleich einem rudimentären Organ noch eine Zeitlang, vielleicht viele Generationen lang, mitgeschleppt, ehe ihm gänzliche Ausmerzung widerfährt. Und wie das rudimentäre Organ, wenn es eine untergeordnete Funktion behält, die mit seiner ursprünglichen nicht übereinzustimmen braucht, sogar zum Dauerbesitz seines Trägers werden kann, so auch die rudimentierte, deklassierte Art, wenn

sie etwa an ungünstigerer Örtlichkeit oder sonst kümmerlicheren Verhältnissen fortfährt, eine gewisse, und sei es auch nur nebensächliche Rolle im Haushalte der Natur auszufüllen.

Der Kampfplatz beschränkt sich nicht auf den Lebensraum, belebte und unbelebte Elemente darin: auch jene belebten Elemente, die zusammen ein Ganzes, ein zusammengesetztes Individuum bilden, machen sich Konkurrenz. Die Organe platten sich aneinander ab; der Druck, den sie ausüben, bestimmt ihre Form; fällt eines davon hinweg, so dehnt sich das Nachbarorgan aus, rückt an die Stelle des anderen und verliert mit seinen charakteristischen Abflachungen und Einbuchtungen die normale Gestalt. Nicht nur den Raum, auch die Nahrung machen Organe und Gewebe einander streitig: durch Schwächung des einen kann ein anderes Gewebe die Übermacht gewinnen und sich auf Kosten des geschwächten entwickeln. Wenn die Ränder einer Wunde sich nicht rasch genug überhäuten, so wächst das „wilde Fleisch" aus der offenen Wunde heraus; und wenn wir eine überreichliche Mahlzeit eingenommen haben, so müssen die gesamten Kräfte des Körpers derart ausschließlich in den Dienst der Verdauung gestellt werden, daß wir uns schlaff und müde fühlen.

In den „züchtenden Kampf der Teile" (Roux) sind natürlich auch die Keimzellen hineingezogen; besonders v. Hansemann hat an mikroskopischen Gewebebildern des Eierstockes, Thesing an solchen des Hodens, also ebenfalls histologisch gezeigt, daß während der Ei- und Samenbildung eine Menge von Ei- und Samenzellen buchstäblich „an die Wand gedrückt" werden, zugrunde gehen und resorbiert werden. Jedenfalls macht die Fehde auch bei den Zellen noch nicht Halt, sondern geht weiter auf die kleinsten Teilchen lebender Substanz — also innerhalb des Keimplasmas auf die Anlagenträger der erblichen Eigenschaften. Weismann gründete auf diese notwendige Folgerung seine Hypothese der „Germinalselektion", der Keimchenauslese, um zu erklären, wie auch die intimste Struktur nur das Gedeihen des Besten und Zähesten, hier der tüchtigsten Entwicklungsanlagen, zuläßt. Wenn freilich Weismann diese, gleich seiner „Kontinuität des Keimplasmas" (S. 250) im Grundgedanken zwingende Lehre dazu verwendet, um die Notwendigkeit erblichen Eingreifens äußerer Kräfte beiseite zu schieben, so entbehrt dieser weitere Schluß hier wie dort jeder Folgerichtigkeit. Weismann selbst erblickt das Maßgebende, das die bevorzugten Keime vor den zugrunde gehenden auszeichnet, in ihrer besseren Ernährung; damit ist jedoch ein Moment eingeführt, das unentrinnbar in letzter Linie auf den äußeren Lebensraum zurückgreift.

Allgemeine Naturphänomene pflegen sich an einigen Stellen ihres Geschehens so zu verdichten, daß sie uns dort wie Paradigmen der Erscheinung vor Augen rücken. Wir sahen dies am Generationswechsel, an der Stockbildung, der inneren Sekretion; wir sehen es jetzt wieder beim Kampf ums Dasein, dessen Schulbeispiele vom Schmarotzertum („Parasitismus") geliefert werden. Es ist überaus fruchtbar, die Stufen

zu verfolgen, die von hochgradiger Unabhängigkeit und gänzlicher Bewegungsfreiheit der Feinde dahin führen, wo einer dem anderen spezifisch angepaßt und fast organisch untrennbar angehängt ist. Eigentlich bewegen sich die parasitären Anpassungen auf zwei einander kreuzenden Linien, einerseits von Ortsbeweglichkeit zu unbeweglicher Seßhaftigkeit, anderseits von äußeren („Ektoparasitismus") zu inneren Angriffsflächen („Entoparasitismus") für den Schmarotzer auf seinem Wirt.

Größte Freiheit in beiderlei Beziehung wird gewohntermaßen noch nicht als Parasitismus bezeichnet, obwohl dieser von hier seinen Ausgang genommen haben muß: das Verhältnis zwischen Raubtier und Beute. Man ist nicht geneigt, den Marder, der in einen Hühnerstall einbricht, als „Parasit" des Huhnes zu betrachten; wenn aber das kleine Wiesel sich einem vielmal größeren Opfer, etwa einem erwachsenen Feldhasen, an die Gurgel setzt und so lange zubeißt und an den Halsadern saugt, bis er verblutet, so hat diese Angriffsweise schon mehr Ähnlichkeit mit einem Verhältnis zwischen Schmarotzer und Wirt. Innerhalb der Säugetiere ist es zu einem Fall echten Schmarotzertums nicht gekommen, wenn wir nicht die an unseren Vorräten und Wohnräumen mitgenießenden Nager hierherzählen wollen; aber innerhalb der Würmer haben wir es gegenwärtig, wie der gemeine Blutegel (Aulastomum gulo) neben seiner Saugetätigkeit noch echtes Raubtier ist und kleinere Wassertiere ganz verschlingt, — wie dann andere Egelarten sich nur mehr aufs Blutsaugen verstehen, aber den auszusaugenden Körper zeitweilig verlassen und frei umherschwimmen, bis endlich in den Fischegeln (Piscicola) solche Arten erstehen, die ohne Not, d. h. vor Absterben ihres Wirtes, sich gar nicht mehr von ihm trennen. Innerhalb der Insekten sehen wir die blutsaugenden Mücken, die sich nur zeitweise auf ihrem Opfer niederlassen, den flugunfähig gewordenen, in womöglich ständiger Gemeinschaft mit dem Opfer lebenden Floh zum Stammesverwandten haben. Was unsere Anschauung letzteren Falles erleichtert, ist das Größenverhältnis zwischen Angreifer und Angegriffenem: ist dieser der überwältigend größere, so erblicken wir leichter ein parasitäres Verhältnis, als wenn beide gleichgroß sind oder gar der Angreifer größer. Aber auch dieser Unterschied wird hinfällig, sobald wir nur wenig die uns allzu bequem gewordenen Denkbahnen verlassen: die Seespinnen oder „Maskierungskrabben" legen sich auf ihrem Panzer einen Gemüsegarten aus Algen an, der sie außerdem den Blicken der Feinde entzieht. Den Algen erwachsen aus diesem Anbau zwar einige Vorteile, wie namentlich der häufige Transport in frisches Atem- und Nährmedium und Düngung durch dabei aufgewühlte Schlammteilchen; da sie aber ständig zugestutzt werden, kann man nicht behaupten, daß ihr Wachstum fern von der Krabbe im Schlußergebnis kein günstigeres gewesen wäre. Die Genossenschaft stellt sich daher als eine solche mit einseitig verschobenem Vorteil, bei der engen Verkettung der Genossen nur um so eher als echten Parasitismus dar; aber Schmarotzer ist der größere, Wirt der kleinere Partner. Auch bei dem 8 m langen Band-

wurm (Taenia saginata) oder der Wiesenpflanzen aussaugenden Kleeseide und Sommerwurz ist das Größenverhältnis, wenn selbst der Parasit in kleinen Dimensionen seine Tätigkeit beginnt, schließlich zu seinen Gunsten ausgefallen.

Noch etwas erleichtert es uns, das Verhältnis zwischen Mücke und gestochenem Tier eher beginnenden Parasitismus zu nennen als dasjenige zwischen Raubtier und gefressenem Tier: dort wird der Beute nur Blut oder Saft abgezapft, hier wird sie verschlungen oder zerrissen und in all ihren genießbaren Teilen aufgezehrt. Dadurch ist meist mitbedingt, daß sie dort ein zwar geschwächtes, aber nicht momentan endigendes Leben, — ein Zusammenleben mit dem Parasiten weiterführt, hier auf der Stelle den Wunden erliegt. Allein viele echte Raubtiere beschränken sich ebenfalls vorzugsweise auf den Blutgenuß und töten durch Aussaugen ihre oft größen- und kraftüberlegene Beute, so abermals die kleineren Marder- und die Blutegelarten, unter den Gliederfüßlern die Spinnen, wo diese Art des Nahrungswerbens in den Milben zu echtem, bei den Zecken sogar zu festsitzendem Dauerparasitismus ohne unmittelbaren Tod des Wirtes hingeführt hat.

Wie schon in einigen Beispielen durchgeführt, läßt sich in analogen Übergängen von außen nach innen, von selbständig wachsenden zu angewachsenen, von groß zu klein das Schmarotzertum auch zwischen Tieren und Pflanzen sowie zwischen Pflanzen und Pflanzen als allgemeine Erscheinung nachweisen. Ein pflanzenfressendes Tier, etwa einen Wiederkäuer, als „Parasiten" seiner Futtergewächse hinzustellen — gewiß ein fremdartiger Gedanke; aber er muß ausgesprochen werden, um klarzulegen, wie die Entwicklung des Nahrungserwerbes von gewissen Punkten aus in der einen Richtung zum Verzehren des ganzen Pflanzengewebes, allenfalls verbunden mit überlegener Größe des Fressers, hinläuft, nach der anderen Richtung zum Aussaugen des Gewebesaftes, meist verbunden mit geringerer Größe des Saugers, divergiert. Die Männchen jener Stechmücken, deren blutsaugende Gewohnheiten uns in ihnen Anfänger des Parasitierens erblicken ließen, saugen Pflanzensäfte, — eine Ernährungsweise, die an vielen Stellen der Insektenklasse teils zu beweglichem (Blattläuse), teils fast unbeweglichem (Schildläuse), zu äußerem (Blattfresser aller Gruppen) und innerem (Stengelminierer, z. B. Borken- und Bockkäfer, Glasflügler), zu saugendem (Baumwanzen, Zikaden) und beißendem (Raupen, Käfer) Parasitismus an Bäumen und Sträuchern, Stauden und Kräutern hingeführt hat.

Wie beim allgemeinen Kampf ums Dasein, den wir mit Rücksicht auf vorstehende Ausführungen über Schmarotzertum als universelle Erscheinung „Panparasitismus" nennen können, so handelt es sich auch beim speziellen Parasitismus nicht immer um Nahrungskonkurrenz; es gibt beispielsweise auch einen Raum- und einen Brutparasitismus. Raumschmarotzer sind viele „Überpflanzen" (Epiphyten), die teils

auf anderen Pflanzen, teils auf Tieren (algenbewachsene Schaltiere, Krebse, Schildkröten) wachsen. Aber auch Tiere treten als Raumparasiten von Pflanzen (z. B. Ameisen in Myrmecodia) und anderen Tieren (z. B. Seepocken und Schildfisch auf Haien und Walen) auf. Der Raumparasitismus kann gleich dem Nahrungsparasitismus ein äußerer (hierher wohl die meisten Fälle) und innerer sein (Sandälchen Fierasfer und Barsch Apogonichthys in Quallen, Weichtieren, Stachelhäutern).

Das bekannteste Beispiel fürs Brutschmarotzen ist der Kuckuck, der seine Eier in fremde Nester legt; der Vergleich unseres europäischen Kuckucks mit exotischen Arten läßt wieder alle Übergänge von selbständigem, teilweise gestörtem und zeitweise aufgegebenem Nestbau und Brutpflege bis zu vollständigem Verzicht und Verlernen dieser Betätigungen nachweisen. Recht verbreitet sind Brutparasitismen unter den Insekten und hier nachweislich aus gewöhnlicher, parasitärer oder nicht eigentlich parasitärer Futterkonkurrenz entstanden: „Die Gewohnheit der Kuckucksbienen (Nomada), in die Zellen von Hummeln ein Ei abzusetzen, ehe letztere die mit ihrem Ei belegte Kammer verschließen konnten, hatte ursprünglich jedenfalls den Zweck, vom Larvenfutter zu profitieren, welches die Hummel fürs eigene Ei in der Zelle aufspeichert. Daraus entstand die Gewohnheit, daß die früher als die Hummelmade ausschlüpfende Nomadalarve ihre Tätigkeit damit beginnt, das Hummelei aufzufressen und sich dann an dem für dieses bestimmten Nährmaterial zu mästen. — Die Grabwespen machen für jedes Ei ein Erdloch und legen als Nahrung durch einen Stich gelähmte Larven anderer Insekten zu dem Ei. Auch hier kommt es vor, daß Kuckuckswespen ihr Ei einschmuggeln und auf die zur Nahrung herbeigeschleppte Larve ablegen. Die ausschlüpfende Made der Kuckuckswespe teilt sich nun entweder mit der Grabwespenlarve in die für sie allein herbeigeschaffte Nahrung, oder sie frißt, früher ausschlüpfend, das Grabwespenei zuerst auf. Es kommt ferner vor, daß das Kuckucksei später auskriecht, und dann hat die aus dem rechtmäßigen Ei entstandene Larve meist schon bedeutende Größe erreicht; es entsteht jetzt echter Parasitismus, indem die nachgeborene Larve an der älteren saugt und sie erst zuletzt ganz aufzehrt" (frei nach v. Graff). Reiner Raum- und Brutparasitismus geht also leicht wieder in Nahrungs-, Blut- und Saftparasitismus über; auch die Epiphyten, die anfangs mit spärlichsten Humusmengen vorliebnahmen, die in der rissigen Borke eines Baumes abgelagert waren, treiben schließlich ihre Wurzeln ins lebende Gewebe ihres Wirtes, von dessen Säften sie fortan leben (Mistel, Fichtenspargel); im Epiphytismus auf Tieren bietet die Alge Foreliella perforans in den Schalen der Teichmuscheln und Schlammschnecken ein homologes Beispiel.

b) Hilfe im Dasein (Pansymbiose)

Wenn wir gewahr werden, wie sich das Kampfprinzip nicht bloß in der Außenwelt zwischen verschiedenen Organismen, sondern auch in

der Innenwelt des Einzelwesens zwischen seinen verschiedenen Organen, Geweben, Zellen und lebenstätigen Molekeln betätigt, so gewinnt jedes dieser Elemente den Charakter eines Parasiten an jedem zweiten wie an der Gesamtheit der übrigen. Ganz ausdrücklich hat ja Weismann das Keimplasma als Schmarotzer am somatischen Plasma bezeichnet; aber das ist, gleich allen anderen Beziehungen zwischen Keim und Körper, kein Sonderverhältnis zwischen beiden, sondern gilt ganz ebenso für beliebige, benachbarte oder auch entfernte Teile des Leibes. Zugleich besteht nun aber zwischen sämtlichen Teilen auch ein Genossenschaftsverhältnis, das nicht auf dem Vorteil nur eines Partners, sondern beider und aller Teilhaber gegründet ist. Nicht bloß ein Kampf, sondern auch eine Hilfe der Teile kennzeichnet das Gleichgewicht des Lebens im Organismus, dessen Zellen und höhere Einheiten das Schauspiel eines denkbar festgeschlossensten Bündnisses, des auf Erhaltung abzielenden Zusammenhaltens darbieten. Von dem Augenblicke an, als das einzellige Lebewesen, Urwesen oder Keim, sich teilt und die Teilprodukte, Tochter-, Enkelzellen usw. nicht mehr selbständig ihres Weges ziehen, sondern beisammen bleiben und untereinander in Beziehungen treten, die den Erwerb des Lebensunterhaltes und den Sieg im Daseinskampfe erleichtern — von diesem Augenblicke an ist dies Bündnis zu gegenseitigem Schutz und Stoffaustausch die unbedingte Voraussetzung zur Entwicklung vielzelligen Lebens, das seinerseits jede Höherentwicklung bedingt und begleitet.

Wir nahmen bei Verfolgung des Kampfes ums Dasein unseren Weg vom äußeren in den inneren Lebensraum, um hier wie dort die Identität der Prozesse zu erkennen; wir gehen jetzt bei Beobachtung der Hilfe im Dasein umgekehrt den Weg von innen nach außen: was uns innen als symbiotisches und parasitisches Organ, etwa besonders typisch als „Synergisten" und „Antagonisten" unter den innersekretorischen Drüsen (S. 169) entgegentritt, das wird außen durch symbiotische und parasitische Organismen und Organismenarten repräsentiert. Neben dem Krieg aller gegen alle umschlingt auch im äußeren Lebensraum die wechselseitige Unterstützung groß und klein, schwach und stark mit gemeinsamem Band. Das Wechselverhältnis zwischen pflanzlicher Ernährung und tierischer Atmung, Sauerstofferzeugern und Kohlensäureabnehmern einerseits, Kohlensäureproduzenten und Sauerstoffkonsumenten anderseits (S. 111); der Kreislauf des Stickstoffs unter Vermittlung von Bakterien (S. 94, 96); die Beziehungen zwischen Pilzen und grünen Pflanzen (Flechten, „Mykorrhiza"); Tieren und Blütenpflanzen (S. 216), — das sind keine in der Natur zerstreut vorkommenden Kuriositäten, wofür man die Erscheinung gegenseitiger Hilfe bisher zu halten geneigt war, sondern es sind Regelmäßigkeiten, die den ganzen belebten Planeten umspannen. Und wie der Parasitismus als Zusammenleben auf Grund einseitiger Vorteile die besten Schulbeispiele hinstellt zur Illustration des Entwicklungskampfes, so hat die Entwicklungshilfe ihre drastischen Paradigmen in Gestalt der Symbiosen oder des Zusammenlebens auf Grund beidseitiger Vorteile. Einsiedler-

krebs und Seeanemone, diese vom Krebs unwillkürlich gefüttert und ihn dafür mit scharfen Waffen, den Nesselbatterien, gegen Feinde beschützend; Insekt und Blume, ersteres dort Nahrung findend und dafür die Befruchtung der Blüte besorgend; Pilz und Alge, er die anorganische, sie die organische Nahrung beisteuernd, wenn sie sich als „Flechte" im gemeinsamen Haushalt vereinigen: solch allbekannteste Exempel genügen, um selbst innerhalb dieses vermeintlichen „Raritätenkabinettes der Natur" zu erkennen, daß die Symbiosen zwischen Tier und Tier, Tier und Pflanze, Pflanze und Pflanze nur als Hochtriebe einer gemeinsamen Grund- und Wurzelerscheinung aufragen. „Panparasitismus" lautete unser Ausdruck für den in vieler Beziehung mißverstandenen „Kampf ums Dasein", von dem man sogar behauptete, er existiere nicht, weil z. B. eine friedlich weidende Herde nicht im Kampf begriffen sei (trotzdem sie sich doch das Futter schmälert!). „Pansymbiose" taufen wir nun, in Wahrung des engeren Terminus Symbiose für die seit jeher so bezeichneten Sonderfälle, die allgegenwärtige gegenseitige Hilfe. Kampf und Hilfe gehen überall in der Natur Hand in Hand miteinander, greifen untrennbar ineinander. Pilz und Alge, Krebs und Aktinie, Insekt und Blume stehen, trotzdem sie sich zu Schutz und Trutz im Daseinskampf verbündeten, auch untereinander — von der übrigen Welt jetzt ganz abgesehen — in Wettbewerb: ein Einsiedlerkrebs, auf dessen Haus sich statt einer Aktinie deren mehrere niedergelassen haben, wird seines Bewegungsvermögens beraubt und muß hungern; so geht es überall, wo das Gleichgewicht, dessen Resultat Symbiose ist, verloren geht — die Symbiose schlägt dann in Parasitismus um, die freundlichen Beziehungen weichen offener Feindschaft. Das Verhältnis zwischen Arbeiter und Dienstherr ist gewiß zunächst auf gegenseitigen Vorteil gegründet: jener schafft die Arbeit, die dem Dienstgeber nötig ist, dieser bezahlt den Dienstnehmer dafür und ermöglicht so wieder seinen Unterhalt. Das Verhältnis trägt aber gleichzeitig auch alle Merkmale des Kampfes an sich: denn jeder Teil hat das Bestreben, möglichst viel vom Vorteil sich selbst zu sichern, und in diesem Bestreben fühlt jeder Teil sich vom anderen übervorteilt.

Die Erwägung, wie Lebewesen sich befehden und nützen, sowie die Abwägung des Anteils und der Beziehungen zwischen Schaden und Nutzen beanspruchen an sich noch keinen allgemein-biologischen Erkenntniswert, sondern entfielen zur Gänze ins Gebiet der speziellen Ethologie; wenn nicht weiter zu verfolgen wäre, daß Kampf und Hilfe in ihren gestaltenden Konsequenzen stammesgeschichtliche Wirkungen, Artveränderungen und Artanpassungen hervorrufen. Der Kampf hetzt die nachteiligen Einflüsse auf den Organismus los und zwingt ihn, sich anzupassen; die Hilfe läßt förderliche Einflüsse zu ihrem Rechte kommen und verleiht dem Organismus Kraft, Anpassungen durchzuführen. Dies erklärt zunächst, warum — seit lange ein Rätsel für Entwicklungstheoretiker und ein wunder Punkt des Darwinismus in der Meinung seiner Gegner — neben den zweckmäßigen so viele

gleichgültige, ja schädliche Eigenschaften lange erhalten bleiben. Sie sind teilweise ein Ausdruck der Verweichlichung, der die Lebewesen anheimfallen, wenn der Wettbewerb durch Symbiose gar zu milde Formen annahm. Solche „*Luxusbildungen*", die an sich vielleicht nur zwecklos oder Selbstzweck, Schönheitszweck sind, würden im natürlichen Zustande scharfen Wettbewerbes ernste Hemmungen und Schäden darstellen; früher oder später kommen sie stets bei Tier- und Pflanzenbevölkerungen zum Vorschein, die durch irgendeinen „glücklichen" Umstand dem Daseinsstreit, soweit dies möglich, entrückt wurden: so bei Haustieren (man denke an Fettsteißschaf, Angorakatze, Trommel-, Purzeltaube und allerhand Farbenauffälligkeiten) und bei Inselbewohnern, deren Rassenbildung mit ihren teils zwerghaften (Ponys), teils riesenhaften Formen (Riesenlandschildkröten), ihren teils albinotischen (Schnecken), teils melanotischen (Eidechsen — S. 285 Abb. 77), teils scheckigen (Borkenratte der Philippinen) Formen, ja auch den Instinkten, so dem Ablegen jeder Scheu auffällig an Domestikationserscheinungen erinnert.

Am eindringlichsten erweist sich, was an Merkmalen dem Kampf und der Hilfe unmittelbar zu danken ist, natürlich dort, wo jeweils Kampf oder Hilfe selbst am offenkundigsten und in sozusagen konzentriertester Weise ihr Spiel treiben: also bei eigentlichen Parasitismen und Symbiosen. Eine Überfülle angepaßter Merkmale begegnet uns hier, in denen der Schmarotzer einseitig fürs Zusammenleben mit dem Wirt, die Symbionten gegenseitig für einander eingerichtet sind. All die Klammer- und Ansaugewerkzeuge, Rückbildung entbehrlicher Organe, Stehenbleiben auf untergeordneten Entwicklungsstufen, Frühreife und Zwitterigkeit der Geschlechtsorgane, Abflachungen und Abrundungen des Gesamtkörpers aufzuzählen, würde ein eigenes dickes Buch beanspruchen; mit vollem Recht hebt aber v. Graff hervor, daß sich *keine einzige, den Parasiten als solchen eigentümliche Einrichtung* findet, die nicht auch in der übrigen Lebenswelt mehr vereinzelt vorkommen würde; *und ebenso steht es bei den Symbionten.* Dies ist einerseits wieder ein Symptom für die allgemeine Beschaffenheit der in Parasitismus und Symbiose ausgesprochenen Gesetzmäßigkeit, dann auch ein Fingerzeig dafür, daß Parasiten und Symbionten ihre besonderen, durch das Zusammenleben aufgeprägten Merkmale prinzipiell in derselben Weise erwerben wie andre Organismen bei ihrem Leben in anorganischem Milieu: durch direkte und funktionelle Anpassung. Nur mit dem einzigen, graduellen Unterschiede, daß diese Anpassung bei solitär lebenden Arten durch die Wechselwirkung mit den unbelebten, physikalischen Energien, — bei vereint lebenden Arten außerdem und besonders durch die Aufeinanderwirkung ihrer belebten Körper und physiologischen Energien zustande kommen.

c) Zuchtwahl

Das ist nun aber durchaus nicht die Art und Weise, in der sich die „Selektionisten" — Darwin noch eher als die „Neo-Darwinisten",

allen voran Weismann — das Wirken des Kampfes ums Dasein vorstellen. Laut ihnen schließt sich an den aussiebenden Selektionsprozeß — mit ihm strenge genommen nicht ganz gleichbedeutend, sondern seine unmittelbare Folge — die Zuchtwahl: wenn in jeder Generation nur die jeweils und relativ Besten übrigbleiben („survival of the fittest"), so können nur diese letzteren untereinander zur Fortpflanzung gelangen. Ihre hervorragenden Eigenschaften können sich daher auf die Nachkommen übertragen, unter denen der Ausleseprozeß fortgesetzt, und zwar wegen der stattgefundenen Vermehrung schärfer fortgesetzt wird; unter dem Zweckmäßigen wird jetzt das noch Zweckmäßigere ausgewählt und im Generationenverlaufe schließlich zum Zweckmäßigsten gesteigert.

d) Schützende Ähnlichkeiten (Mimikry im weitesten Sinne)

So ungefähr lautet, in einfachsten Zügen dargestellt, der Gedankengang Darwins. Nun sind bekanntlich die verschiedensten Bedenken gegen seine Richtigkeit geäußert worden, und die Diskussion darüber schwillt leicht ins Unendliche an, ist auch in starkleibigen Bänden fast zum Überdrusse durchgehechelt worden. Wichtig ist nur die eine Frage: wirken Auslese und Zuchtwahl bloß negativ als Eliminationsfaktor für bestehende Schädlichkeiten und außerdem konservativ als Verbreitungsfaktor für bestehende Nützlichkeiten; oder wirken sie positiv



Abb. 80. Feldhase im Lager, als Beispiel schützender Ähnlichkeit.
(Originalphotographie von A. Cerny, Wien. — Original.)



Abb. 81. Schleimfisch (Blennius vulgaris) aus dem Gardasee, als Beispiel der Farbanpassung an den Grund und als Exempel für Reliktenfaunen.
(Photographie nach dem lebenden Fisch im Aquarium von A. Cerny, Wien. — Original.)

und produktiv als Entstehungsfaktor noch nicht bestandener zweckmäßiger Eigenschaften?

Als wichtigstes Bollwerk der schöpferischen Zuchtwahllehre, des Darwinismus im engeren Sinne, galt und gilt vielfach noch die Tatsache der schützenden Ähnlichkeiten bei Tieren und Pflanzen. Diese Ähnlichkeiten äußern sich zum Teil in Schutzfarben („protective colorations"), zum anderen Teil in Schutzformen und Schutzstellungen, d. h. schützenden Haltungen des Körpers. Alle drei sind wieder je von zweierlei Art: entweder haben sie zum Zweck, die Beute vor ihrem Feind, den Räuber vor seinem Opfer unsichtbar zu machen, — das sind die Deckfarben, -formen und -stellungen; oder sie setzen zum Ziel, sich als Abschreckungsmittel gerade erst recht sichtbar zu machen, — das sind die Schreckfarben, -formen und -stellungen. Erstere erreichen den Schutz durch möglichste Ähnlichkeit mit der Umgebung: Beispiele wurden früher (S. 299) aufgezählt (Abb. 80, 81); doch sei jetzt noch darauf aufmerksam gemacht, wie gerade solche Körperflächen mit Vorliebe unauffällig gefärbt und gestaltet werden, die während der Ruhe den Blicken der Feinde exponiert sind, — bei den Tagfaltern, welche die Vorder- und Hinterflügel beim Sitzen nach oben zusammenklappen, ist die ganze Oberseite bunt, die Unterseite erd- oder rindenfarbig; bei Abend- und Nachtfaltern, welche die Vorderflügel dachförmig über die Hinterflügel legen, sind erstere auf ihrer Oberseite und ein freibleibender Mittelstreif des Hinterleibes schutzfarbig, Hinterleibsaum und Hinterflügel sowie Flügelunterseiten hellfarbig. Zur

Schutzfarbe gesellt sich schon hier zuweilen die Schutzform, so die wie Rindenschuppen gestalteten Flügelumrisse, z. B. bei den Eckfaltern (Vanessa), dem Linden- und Pappelschwärmer, der Kupferglucke. Die vollkommensten Beispiele dieser Art, wo Schutzform sich mit Schutzfarbe paart, liefern, außer dem indischen Blattschmetterling und den Spannerraupen, die Gespenstschrecken mit Stabheuschrecken (Abb. 82) und wandelndem Blatt als berühmtesten Vertretern. Durch Anschmiegen an die ähnliche Unterlage, also eine Schutzstellung, wird der Schutzeffekt noch erhöht: das rindenfarbene Käuzchen, der Ziegenmelker ducken sich enge an den Stamm, der Hase an den Erdboden; viele Käfer, Asseln usw. stellen sich tot, ziehen die Beine an oder rollen sich zusammen — und so werden sie noch leichter übersehen.



Abb. 82. Indische Stabschrecke (Carausius [Dixippus] morosus) auf zum Teil kahlgefressenen Brombeerzweigen: schützende Ähnlichkeit der Farbe und Form.
(Photographie des lebenden Tieres von A. Cerny, Original.)

Träger von Schreck-, Warn- oder Trutzfarben (wozu auch das Leuchten gewisser Nachtinsekten gerechnet werden darf, da es beim Auffinden der Geschlechter kaum eine Rolle spielt) sind einesteils Geschöpfe, die in irgendeiner Beziehung unangenehme Eigenschaften, z. B. schlechten Geschmack und Geruch, ätzende Säfte, steinharte Körperdecken, Stacheln und Bisse für den Feind bereithalten. Was nützt es aber der Wespe, wenn sie sticht, dabei den Stachel in der Wunde lassen muß und an der erlittenen Verletzung zugrunde geht? Was nützt der grellen Wanze ihr Stank, wenn sie vom Singvogel zwar unter allen Zeichen des Ekels ausgespuckt, aber dabei schon zerquetscht wird? Nun, dank der auffälligen Form und Färbung merkt sich solch ein Vogel den Bissen und rührt keinen zweiten, der ebenso aussieht, an: das Todesopfer ist

zugunsten vieler Artgenossen gebracht worden. Übrigens scheinen Vögel und andere insektenfressende Tiere vor solchen Warnfarben sogar bereits eine angeborene Scheu mitzubringen. — Anderenteils zeigen sich in zurückscheuchendem, auffälligem Kleid solche Geschöpfe, die zwar an sich harmlos sind, aber das Aussehen anderer Arten erborgt haben, die giftig oder bissig sind: das wehrhafte Wesen wird von wehrlosen nachgeahmt, — Darwin und der von Darwin unabhängige Mitentdecker der Zuchtwahllehre, Wallace, nannten jene Nachäffung „Mimikry" (im weiteren Sinne und zuweilen irrtümlich wird der Ausdruck oft auf alle schützenden Ähnlichkeiten ausgedehnt). Es gibt Bockkäfer, Fliegen (Taf. III, Fig. 3b, 4b) und Schmetterlinge, die nicht stechen, ihrem Feinde überhaupt kein Leid zufügen können, dabei wie Wespen (Taf. III, Fig. 3a), Bienen oder Hummeln (Taf. III, Fig. 4a) aussehen; es gibt ungiftige Schlangen, welche in Form, Benehmen und Farbe giftige Schlangen aufs getreueste kopieren. Es gibt Raupen, die den Feind angeifern (Schwärmer), die sich in bedrohlicher Weise aufbäumen (Buchenspinner) oder nebstbei aus irgendeinem



Abb. 83. Ägyptische Gottesanbeterin, Fangschrecke (Sphodromantis [Hierodula] bioculata), **Weibchen: Abwehrstellung.**
(Photographie des lebenden Tieres von A. Cerny.)

stäbchen- oder gabelförmigen Auswuchs fleischfarbene Fäden hervorstülpen (Nackengabel der Schwalbenschwanzraupe, „Peitschenraupe" des großen Gabelschwanzes). Oft hat die Schreckstellung den Zweck, Waffen in angriffsbereite Lage zu bringen, so beim Flußbarsch, wenn er die bedornten Kiemendeckel spreizt, beim Stichling, wenn er die Rückenstacheln in ihre Sperrvorrichtung einschnappen läßt, beim Wasserkäfer, dessen Bruststachel, wenn sich der Käfer tot stellt, leicht verletzt. Häufig auch ist das Übergehen in die Schreckstellung mit plötzlichem Erscheinen auffälliger Farben und Flecken verbunden, so bei der ägyptischen Gottesanbeterin (Sphodromantis bioculata — Abb. 83), wo zwei Tüpfel auf den Oberschenkeln der auseinandergespreizten Raubbeine vor deren Dornbesatz zu warnen scheinen, so bei gewissen tropischen Schmetterlingen, die bei jäh auseinandergeklappten Flügeln ein Eulengesicht vorstellen und dadurch kleine Vögel abschrecken sollen.

Es gibt Tiere, die so glücklich sind, sich gleichzeitig im Besitz von Deck- und Schreckmitteln zu sehen: wunderbar sind die Schnarrheuschrecken der Farbe des Erdbodens angepaßt; müssen sie sich aber erheben, so werden mit einem Male die grell blauen oder roten Hinterflügel sichtbar, wozu manche Arten (Psophus stridulus) ein laut ratschendes Geräusch hören lassen. Sogar ein und dieselbe Farbe oder Form kann je nach Entfernung als Deck- oder Trutzerscheinung wirken: den Feuersalamander sieht man auf dunklem, von dürrem Laub und halb entrindeten Ästchen bestreuten, mit Hutpilzen bestandenem Waldboden nicht weit; in der Nähe sticht das schreiende, gelbschwarze Muster desto schärfer ab, — ein Warnungszeichen vor giftigem Drüsensaft.

Nicht immer sind bunte Farben dazu da, um dem Räuber Ungenießbarkeit anzuzeigen: zuweilen ist Gefressenwerden im Interesse richtiger Deponierung der Nachkommenschaft sogar erwünscht, und dann sorgen Lockfarben und -formen dafür, daß dies Ziel erreicht werde. Wir kennen die Erscheinung von den Blütenhüllen der insektenbestäubten Blumen und den Fruchtschalen der durch Vögel verbreiteten Beeren- und Steinfrüchte. Wie die Schreckfarbe üblen Geschmack und Geruch, so zeigt die Lockfarbe Wohlgeschmack an und wird darin von süßen oder sonst das Begehren reizenden Düften unterstützt. Im Tierreich kenne ich nur einen Fall, den Saugwurm Urogonimus macrostomus (Abb. 84), der in seinem Zwischenwirt, der Bernsteinschnecke (Abb. 84 links), Keimschläuche bildet, die mit ihrer Ringelzeichnung und ihren zuckenden Bewegungen an Fliegenmaden erinnern. Indem solch madenähnlicher Keimschlauch in den Fühler der Schnecke vorwächst, werden Vögel darauf aufmerksam, picken die vermeintliche Made weg und infizieren sich mit Saugwurmbrut, die im Vogeldarm als ihrem Endwirt die Geschlechtsreife erlangt. In entfernterer Weise wird man die wurmähnlichen Bartfäden der Welse und köderartigen Flossenstrahlen des Anglerfisches hierherstellen dürfen, deren Bewegungen Fischchen anlocken, die dann leichter gepackt und verschlungen werden.

All die listigen Schutz- und Trutzeinrichtungen sollen nun auf andere Weise als durch schöpferische Leistungen der Zuchtwahl nicht erklärt werden können. Damit die Folgerung zutreffe, muß zuvörderst ihre Voraussetzung sicher richtig sein: die oft geradezu raffinierte Zweckmäßigkeit, die sich in jenen Anpassungen auszusprechen scheint, muß erforderlichenfalls die von ihr verlangten Dienste wirklich zu liefern imstande sein. Schon die Erfüllung dieser Grundbedingung stößt aber auf bedenkliche Schwierigkeiten und Unregelmäßigkeiten. Cesnola hat grüne und braune Heuschrecken derselben Art (Mantis religiosa) in je zwei Partien auf belaubte und unbelaubte Äste festgebunden und konnte nach etlichen Tagen konstatieren, daß die auf ungleichfarbiger Unterlage sitzenden verschwunden, vermutlich also von Vögeln weggefressen; die auf gleichfarbiger Unterlage sitzenden — die grünen auf den beblätterten, die braunen auf den dürren Zweigen — zum Teile noch vorhanden waren. Hier hat die Deckfarbe prompt funktioniert; in vielen anderen Fällen ist aber beobachtet, daß sie das Gesehen- und Verzehrtwerden nicht hindert.

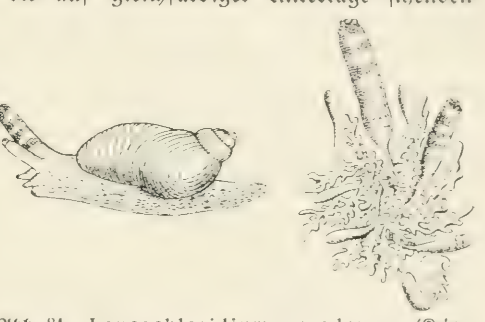


Abb. 84. Leucochloridium paradoxum (Keimschlauch des Saugwurmes Urogonimus macrostomus), links in den Fühlern einer Bernsteinschnecke, rechts aus diesem Zwischenwirt herausgenommen. (Nach Heckert aus v. Graff.)

Ähnlich steht es mit der Wirkung von Schreckmitteln: Verfütterungsversuche mit angeblich warnfarbengeschützten Tieren an ihre natürlichen Feinde zeigten in überwiegender Mehrzahl, daß jene trotz ihrer unbequemen Eigenschaften entweder gefressen oder wenigstens totgebissen wurden, was sich nach einer kurzen, zum Vergessen ausreichenden Pause immer wiederholte. Wenn schon die unmittelbar geschützten „Modelle" trotz ihres angeblichen Schutzes attackiert und getötet werden, so ist das gleiche Ergebnis bei nicht waffen-, sondern nur farbengeschützten „Imitatoren" nur um so einleuchtender. Allerdings sind bei solchen Versuchen zwei Fehlerquellen nicht mit hinreichender Sorgfalt vermieden worden: wenn auf niedriger Geistesstufe stehende Räuber, wie Reptilien, Amphibien, Raubinsekten, auf die Warnungszeichen negativ reagieren, so ist damit nicht gesagt, ob Vögel sich ebenso benehmen würden; ein Schutz nur gegen den intelligentesten Feind wäre für Erhaltung der Art schon wertvoll genug. Dann müßte besser darauf geachtet werden, daß Verfolger und Verfolgte stets genau von denselben Fundstellen herstammen: andernfalls läuft man Gefahr, dem Raubtier eine Beute vorzuwerfen, die es nie gesehen hat und deren Warnfarbe es daher nicht erkennen kann. Ich selbst überzeugte mich, daß es nicht genügt, nur einander feindliche Tiere desselben

Heimatlandes zusammenzusperren; und daß die Resultate erheblich mehr zugunsten der Warnfarbentheorie ausfallen, wenn man Tiere derselben Wiese, desselben Abhanges u. dgl. verwendet.

Lauten also die Mitteilungen über den Erfolg schützender Einrichtungen bis auf weiteres mindestens noch sehr widersprechend, so lassen sich andererseits heute die Wege angeben, wie die ihnen zugrunde liegenden morphologischen und physiologischen Merkmale ohne aktives Eingreifen der Zuchtwahl entstehen könnten, durch einfache passive oder funktionelle Anpassung. Von den Deckfarben wissen wir es schon (S. 300): die Ablösung des Bewegungsfarbwechsels durch den Gestaltungsfarbwechsel, wahrscheinlich noch verbunden mit farbenphotographischen Vorgängen in der Haut, erklären das Zustandekommen übereinstimmender Färbung und Zeichnung restlos. Nichts spricht dagegen, weshalb eine entsprechende Erklärung nicht auch für Deckformen gelten sollte: vieles mag hier funktionelle Anpassung leisten, insoferne, als z. B. auf schmalen Ästen eine schmale Form leichter und sicherer vorwärts kommen kann als eine breite; vieles mag Feuchtigkeit leisten, insoferne in nasser Gegend und Jahreszeit die Oberhautgebilde leichter in blattförmige Auswüchse übergehen, die den in solcher Atmosphäre reichlicher gebildeten Baumblättern gleichen; der Rest wird gedeckt, wenn sich (wie ich vermute) bestätigt, daß die Lebewesen Formen ebenso direkt imitieren wie Farben, so daß eine jahre- und generationenlange Anwesenheit in bestimmt geformter Umgebung genügt, die Gestalten wie die Farben der umgebenden Gegenstände anzunehmen. Ich stelle mir dieses Ähnlichwerden nicht als bewußte oder unbewußte psychische Willenstätigkeit vor, sondern als Teilerscheinung der allgemeinen Aktion und Reaktion, die zwei beliebige Körper aufeinander ausüben, als formenenergetischen Teilprozeß in dem großen und fortwährenden Austausch von Energien.

Was die Schreckeinrichtungen im Lichte ihrer Entstehung durch direkte und aktive Anpassung anbelangt, so ist vor allen Dingen daran zu erinnern, auf welch verschiedene Weise und für welch mannigfache andere als Erschreckungszwecke schillernde Farben und bizarre Formen zustande kommen können. Nicht alle zwar sind dem Verscheuchungszweck so gerade entgegengesetzt wie die Lockfarben und Lockgerüche; aber die Lustfarben und Lustdüfte brünstig erregter Geschlechter, welche von inneren Sekreten ihrer zur Betätigung drängenden Keimdrüsen, — die blendenden Farben- und Formbildungen, welche die Fülle des Lichtes, der Wärme und guten Ernährung hervorzaubern, lassen den Gedanken gar nicht absurd erscheinen, daß manche von ihnen gewissermaßen im Nebenamt als Kainszeichen verwendet wurden, wo sie in glücklicher Kombination mit Waffen und Giften zusammentrafen. Daß trotzige Stellungen, knallige Farben nicht eigens zu dem Zwecke geschaffen wurden, sich mit einer im Hintergrunde lauernden Wehrfähigkeit zu vereinigen, geht daraus hervor, daß es die Zusammenstellung unangenehmer, aber nicht in Trutzfarben protzender, — oder

sogar peinlich anzurührender, aber trotzdem dabei deckfarbengeschützter Tiere gibt (grüne Baumwanzen, erdfarbene Bienen usw.), die von etwaigen Räubern entweder ebenso gefressen bzw. ohne Fraß getötet werden oder ebenso erkannt und mit Abscheu verschont werden wie ihre prunkfarbigen Verwandten. Ebenso gibt es die entgegengesetzte Zusammenstellung fruchtlosen Farbenprangens bei gänzlich harmlosen, ihren Feinden genehmen und wohlschmeckenden Tieren, bei denen nirgendhin Mimikry als Entschuldigungsgrund für ihren ins Auge stechenden prunkvollen Aufwand dienen kann (Prachtfinken, Eidechsen, Kärpflinge, Goldfliege, viele Tagfalter, Schnirkelschnecken usw.).

So verbleibt nur noch die Aufgabe, die Mimikry selbst, die bösartigen Vorbildern nachgeahmten gutartigen Kopien in ihrer Originaltreue zu erklären. Das unterliegt nicht der geringsten Schwierigkeit, wenn wir bedenken, daß Vorbilder und Nachahmer, wenn die gewünschte Täuschung der Feinde durch die Fälschung erreicht werden soll, notwendigerweise an denselben Aufenthaltsorten leben müssen. Hier tritt aber die wiederholt gewürdigte (S. 85 u. 286) „Konvergenz" in ihre Rechte, da gleiche Bedingungen gleiche Wirkungen, in unserem Falle gleiche Form-, Farben- und Bewegungsbilder erzeugen müssen. Daß diese Aufklärung der Mimikryerscheinungen die zutreffende ist, geht recht deutlich aus den Fällen hervor, wo zwei Formen einander ähneln, aber für keinen von beiden ein Nutzen dabei herausschaut, weil sie entweder beide geschützt oder beide befähigt sind, sich selbst zu schützen (z. B. Taggecko Lygodactylus picturatus und Fangschrecke Myrcinus marchali auf Akazien im Sudan); oder wenn Formen, die in gleicher Heimat unbedingt als „mimetische" aufgefaßt würden, in verschiedenen Ländern, jedoch an Orten von übereinstimmender klimatischer und physikalischer Beschaffenheit vorkommen (Chamäleonechse Rhampholeon Stumpfii auf Madagaskar und Heuschrecke Enialopsis Petersii von der gegenüberliegenden Küste Afrikas). Die Verähnlichung geht also wohl nicht von der einen (schutzbedürftigen) Form aus, sondern ist eine gegenseitige, verursacht durch den nivellierenden Einfluß ausgeglichener Lebenslage.

Besonders lehrreich in dieser Beziehung sind solche „nachahmende" Arten, bei denen zu einer Männchenform mehrere Weibchenformen gehören, die sich durch schwächer oder stärker abgestuftes Verschiedensein vom Männchen unterscheiden. Wir erkannten in dieser weiblichen Vielgestalt, die man z. B. bei indischen und afrikanischen Tagfaltern (Taf. IV, Fig. 4 b, c, d) sehr charakteristisch ausgebildet antrifft, bereits S. 211 ein Symptom langsamerer Veränderlichkeit des Weibchens, das etappenweise dem Männchen auf einem Variationswege folgt, den das Männchen längst bis zu äußersten Grenzen zurückgelegt hat. Gerade geschlechtsbegrenzte Polymorphismen sind nun häufig von Mimikryerscheinungen begleitet, insoferne, als jede Weibchenform je einer anderen, geschützten Art (Taf. IV, Fig. 5, 6 u. 7) ähnelt: diese „Vorbilder" sind aber stets Verwandte, und zwar keine allzu fernen, der polymorphen

„Nachahmer"; und da letztere weiblichen Geschlechtes sind, das Männchen hingegen weder Modell noch Kopie, — so ist kein anderer Schluß möglich, als daß die Weibchen infolge ihres Verspätens in der Variation dem gemeinsamen Ursprungspunkt, von dem die Veränderung der verwandten Arten und Gattungen sich abzweigt und von welchem speziell die „geschützten", nachgeahmten Arten und Gattungen sich noch nicht so weit entfernten, ebenfalls näher blieben.

Hier wie dort wie überall werden es eben physiologische Ursachen, Stoffwechselbedingungen sein, die, nachdem sie von physikalischen Ursachen, klimatischen und Ernährungsbedingungen hervorgerufen waren, nun ihrerseits die mannigfaltigst kombinierten, gestaltlichen Reaktionen am Körper eintreten lassen. Trifft dann die morphologische Reaktion mit Wehrfähigkeit oder Schutzbedarf zusammen, — dann erst, aber nicht früher und namentlich nicht ehe das deckende oder schreckende Merkmal fix und fertig war, kann die das Werk krönende und seinen Charakter als Anpassung vollendende Wirksamkeit der Zuchtwahl einsetzen: darin bestehend, die weniger glücklichen Kombinationen allmählich auszutilgen und den glücklichen dadurch derartige Vermehrungsmöglichkeit zu eröffnen, daß sie über kurz oder lang allein den Plan behaupten.

Die große Rolle der Auslese und Zuchtwahl soll also in keiner Weise geleugnet, in jeder Weise anerkannt werden; nur aber muß sie auf dasjenige Maß beschränkt werden, das Darwin selbst in weit vorausschauender Genialität ihr zuwies; und das Übermaß an Leistungen muß ihr genommen werden, womit Darwins unechte Nachfolger sie auszustatten gedachten.

e) Gemischte Bestände und reine Linien (Phänotypen und Biotypen)

Besäße die Zuchtwahl jene Allmacht, welche die Vertreter des heutigen, antidarwinistischen Darwinismus von ihr verlangen, so müßte sie für sich allein eine Steigerung der primären Zweckmäßigkeit oder, was damit zusammenfällt, eine stärkere Ausprägung der zweckmäßigen Eigenschaften hervorbringen. Diese produktive Macht der Naturzüchtung muß nun auf Grund all unserer heutigen Erfahrungen entschieden in Abrede gestellt werden. Noch nicht so sehr Darwin selbst als seine ihn einseitig interpretierenden Nachfolger, allen voran Weismann und seine Schule, sind nämlich genötigt, sich den Entstehungsprozeß eines neuen Merkmals, wofür sie die direkte Mithilfe der Außenwelt ablehnen, folgendermaßen vorzustellen: Wenn zwei Lebewesen mit gleichen Eigenschaften sich fortpflanzen, so sollte diese Eigenschaft bei ihren Nachkommen in gesteigertem Maße, gleichsam aus väterlichem und mütterlichem Merkmal addiert, zum Vorschein kommen. Eine Farbanpassung, die in grasgrüner Färbung eines Wiesenbewohners gipfelt, soll durch Paarung von Tieren entstehen, die anfangs ganz anders gefärbt, aber vor ihren Artgenossen durch ein grünes Fleckchen

oder einen grünen Schimmer im Vorteil waren; Exemplare, die den Fleck oder Schimmer nicht besaßen, fielen ihren Feinden leichter auf und wurden gefressen, der Rest durfte sich fortpflanzen und Nachkommen zeugen, deren Fleck vergrößert oder verdoppelt, deren Schimmer verstärkt erschien. Durch häufige Wiederholung des gleichen Auslese- und Kumulationsprozesses sei zuletzt das einfarbig grüne Tier entstanden.

Abgesehen von der aprioristischen Unwahrscheinlichkeit, daß die erst beginnende Grünfärbung den damit ausgestatteten Individuen irgendwelchen Nutzen, im konkreten Falle irgendwelche Deckung

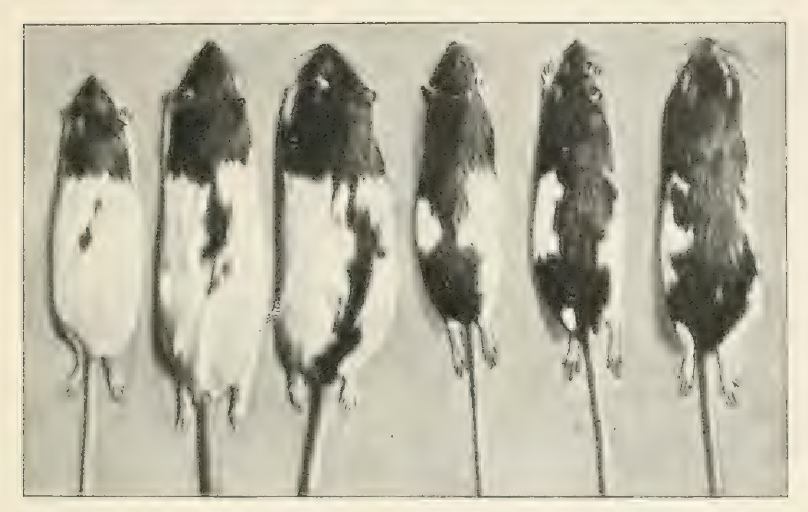


Abb. 85. **Zuchtwahl bei Kapuzenratten** („hooded rats"): durch Auslese der Exemplare mit breitestem Rückenstreif sind aus einem Bestand von Ratten, die so aussahen wie die ganz links befindlichen, allmählich solche gezogen worden wie die rechts befindlichen. (Nach Castle und Phillips.)

verschafft haben kann, steht die erbliche Steigerung der Eigenschaft im Widerspruch zu den Mendelschen Regeln. Wenn wir dort die in der Enkelgeneration abgespaltenen, rotblühenden Exemplare des Löwenmaules, der Wunderblume und Erbse (S. 256) untereinander fortziehen, wie wir es behufs Ermittlung ihrer Reinrassigkeit tun mußten, so sollten danach die Urenkel noch röter blühen, eine erhöhte Sättigung der Blütenfarbe zur Schau tragen: das ist nun durchaus nicht der Fall, sondern die reingezüchtete Eigenschaft bleibt sich in ihrer Ausbildung trotz Auslese immer gleich.

Scheinbar anders verhält sie sich noch, solange sie nicht ganz reingezüchtet ist: so konnten Mc. Curdy und Castle bei den sogenannten Kapuzenratten („hooded rats" — Abb. 85), die auf weißem Grunde schwarzen oder grauen Kopf und ebensolchen Rückenstreif tragen, eine Verbreiterung des Rückenstreifens durch Auswählen breitstreifiger In-

dividuen erhalten. Allein die Verbreiterung geht nicht schrankenlos weiter, sondern schon nach wenig Generationen ist eine Grenze erreicht, wo Auslese der breitest gestreiften dasselbe Resultat ergibt wie bei den zuvor genannten rotblühenden Pflanzen die Selektion der sattrötesten Exemplare: von nun an unterbleibt die weitere Steigerung des heraus- und rein durchgezüchteten Merkmals.

Die Gründe dafür ersehen wir aus Johannsens Zucht „reiner Linien", die überhaupt das entscheidendste Beweismaterial gegen eine schöpferische Wirksamkeit der Zuchtwahl beibringen. Denken wir uns einen beliebigen Tier- oder Pflanzenbestand (Abb. 86), eine sogenannte

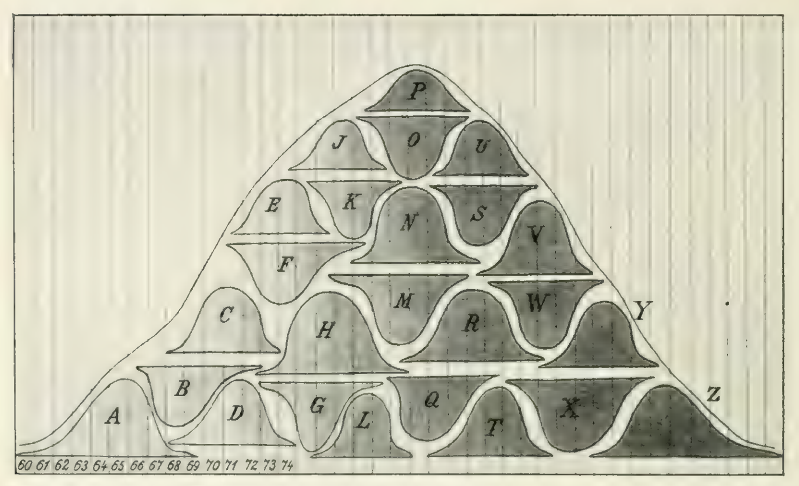


Abb. 86. Variationskurven von gemischtem Bestand („Phänotypus") und reinen Linien („Biotypen"), A—Z. — Auf der Ordinate wären die Individuenzahlen von unten nach oben, auf der Abszisse von links nach rechts die an ihnen gefundenen Maßeinheiten (z. B. Milligramm) aufzutragen. Die Seite der Minusvarianten ist am hellsten, die Seite der Plusvarianten am dunkelsten.
(Nach Lang.)

Bevölkerung oder „Population" — Johannsen selbst arbeitete mit Bohnenbeständen, Hanel mit solchen des Süßwasserpolypen, Jennings mit Pantoffeltierchen: und wir hätten diesen Bestand auf Grund irgendeines Merkmals, am besten eines zähl-, meß- oder wägbaren, variationsstatistisch untersucht, die dem Queteletschen Gesetz (S. 287) und der Binomialformel (S. 288) entsprechende Variationsreihe aufgestellt, sowie die eingipfelig-symmetrische Variationskurve hiervon konstruiert. Dann wählen wir aus dem Bestande z. B. eine einzelne Bohnenpflanze, befruchten sie mit dem Pollen ihrer eigenen Blüte und ziehen so in strengster Inzucht aus den Samen zahlreiche Nachkommen, die wir abermals der variationsstatistischen Prüfung unterwerfen. Wiederum erhalten wir eine ähnliche Kurve, nur diesmal eine in sämtlichen Dimensionen kleinere: ihre Höhe ist niedriger, weil uns nicht so viele

Individuen zur Verfügung waren wie im ganzen Naturbestand; ihre Basis ist kürzer, weil die Variation sich hier innerhalb engerer Grenzen bewegt als dort. — Wiederholen wir den Inzuchtversuch mit großen, mittleren und kleinen bzw. schweren, mittelschweren und leichten Individuen und zeichnen die gefundenen kleinen Kurven (Abb. 86, A—Z) in die große Variationskurve ein, so gelangen wir mit der Zeit zu der eigentlich ja selbstverständlichen Vorstellung, daß die aktuelle Variationsbreite der ganzen Bevölkerung sich aus der jeweils enger begrenzten potentiellen Variabilität ihrer einzelnen Vertreter zusammensetzt.

Johannsen nennt diese Komponenten, die aus Selbstbefruchtung, jungfräulicher Zeugung oder vegetativer Fortpflanzung eines einzigen Exemplars oder allenfalls durch Kreuzbefruchtung eines einzigen reinrassigen Geschwisterpärchens abgeleitet werden, „reine Linien" oder „Biotypen"; den willkürlich herausgegriffenen Bestand aber, woraus sie isoliert wurden, nennt er Scheintypus oder „Phänotypus". Damit ist zum Ausdruck gebracht, daß nur die Biotypen etwas Einheitliches, die Phänotypen aber ein buntes Gemisch aller erdenklichen Variationslinien bilden. Auch die Biotypen sind reine Linien nur in bezug auf das eine Merkmal, auf das sich ihre variationsstatistische Untersuchung bezieht, also z. B. in bezug auf Samenlänge und Samengewicht bei Bohnen; hinsichtlich aller übrigen Merkmale, also z. B. Farbe der Samenschale, Größe und Blütenfarbe der Stammexemplare usw., gehören sie immer noch dem gemischten Phänotypus an und müßten für jedes Merkmal separat selbst erst wieder der isolierenden Behandlung unterzogen werden. Reine Linien in bezug auf ein bestimmtes Merkmal, die in allen sonstigen Beziehungen gemischtlinig waren, haben wir schon auf andere Weise als durch Inzucht einzelner Exemplare dargestellt gefunden: nämlich durch Anpaarung einzelner Pärchen, aus deren Kreuzung sich in der Enkelgeneration die reinrassigen Mendelschen Rezessive und Dominanten abspalteten: diese sind ebenfalls Biotypen in bezug auf das Merkmal, in welchem sie reinrassig sind und verläßig rein weiterziehen: in einer Kreuzung von weißer und roter Wunderblume z. B. sind die rot- und die weißblühenden Enkel reine Linien bezüglich ihrer Blütenfarbe, während sie selbst in allen anderen Beziehungen und die rosablühenden Enkel auch in bezug auf Blütenfarbe den phänotypischen Mischlingscharakter beibehielten und seine Entmischung separater Züchtung vorbehielten.

Die Isolierung der reinen Linien läßt sich endlich noch durch eine dritte züchterische Methode durchführen, nämlich durch Auslese, der das eine Mal die ganze Population, das andere Mal zur Kontrolle der Auslesewirkung eine bereits fertige reine Linie unterzogen wird. Bringe ich dort, in der Population, z. B. nur lange Exemplare zur Aussaat, so sind schon in der folgenden Generation alle kleinsten Varianten verschwunden, wogegen sie besonders viele Plusvarianten enthält. Die Population gehorcht dem Galtonschen Rückschlags- oder Regressionsgesetz, dessen Ausdruck die folgenden zwei Sätze sind: 1. Die

Nachkommen weichen nach derselben Richtung ab wie die Eltern; 2. sie weichen jedoch weniger vom Typus ab als die Eltern. Das wiederholt sich in den weiteren Generationen, wenn man die Selektion in gleicher Richtung fortsetzt; doch wird der Effekt immer geringer und hört endlich ganz auf. Wir haben die extremen Plusvarianten, in unserem Falle die Riesen, aus dem Bestande selegiert, aber darüber hinaus ist die Zuchtwahl machtlos; sie allein vermag den Bestand nicht über die äußersten Punkte seiner Variationsbreite emporzuführen, kann keine Steigerung der Variabilität hervorbringen. Wir haben im Phänotypus durch mehrere Generationen hin nichts anderes ausgelesen, als was durch Inzucht des oder der sorgsam ausgeklaubten allergrößten Exemplare schon in der nächsten Generation vorgelegen hätte: die reine Linie der extremen Plusvarianten.

Das war also die Wirkung der Selektion im ganzen Bestand; wir müssen noch diese Wirkung im Biotypus betrachten. Hier kann von einer solchen überhaupt nicht gesprochen werden; denn so oft auch wir die größten oder schwersten Exemplare suchen und die nur aus ihnen gezogene Nachkommenschaft prüfen: immer bekommen wir annähernd dieselbe Kurve, immer dieselben Mittelwerte. Der Rückschlag zum Durchschnitt ist hier stets ein sofortiger und totaler, das Galtonsche Regressionsgesetz innerhalb der reinen Linie ungültig. Damit die Selektion auch im Biotypus angreifen kann oder, was auf dasselbe herauskommt, damit sie imstande sei, die Variabilität des ganzen Phänotypus zu verschieben, muß etwas hinzukommen, ein Anstoß von anderswoher als von der rein negativ arbeitenden Zuchtwahl.

4. Fortschreitende Entwicklung (Orthogenese)

Die Frage, woher solche Einflüsse, die den Bestand über seine bisherigen Variationsgrenzen hinausheben, wirklich herstammen, diese Frage haben wir längst beantwortet. Sie führt uns nochmals zurück zur Erkenntnis der schöpferisch variierenden Macht der Lebensbedingungen; bisher unerörtert blieb hier die wichtige Nebenfrage, ob die Variabilität bestimmte Richtungen verfolgt, wie K. E. v. Baer, Naegeli und Eimer glaubten, — oder ob sie richtungslos auseinandergeht, wie es Darwins Ansicht war. Die Annahme einer bestimmten Entwicklungsrichtung (Orthogenese — Eimer, Zielstrebigkeit — v. Baer) wird nahegelegt durch die unleugbare Tatsache der Höherentwicklung, des Fortschrittes an Komplikation und Organisationshöhe. Es gibt zwar Naturforscher, die, trotzdem sie überzeugte Abstammungstheoretiker sind, doch nicht an die Stammesentwicklung im Sinne einer zunehmenden Vervollkommnung glauben, also von „höheren" und „niedrigeren" Lebewesen nichts wissen wollen, sondern darauf hinweisen, das einzellige Aufgußtierchen, also ein sehr „niedriger" Organismus, sei in seiner Art ebenso vollkommen ausgerüstet und seiner speziellen Umgebung angepaßt wie das „höchste" Wirbeltier; und weiter seien in solch einer Zelle

ebenso große Komplikationen und funktionelle Mannigfaltigkeiten eingeschlossen wie im vielzelligen Körper. Unter den modernen Gelehrten vertritt namentlich V. Franz diese Ansicht, die unstreitig manches zu ihren Gunsten anführen kann. Wir wollen deshalb den Streit über „Vollkommenheit" und „Unvollkommenheit", weil er zu viele relative Zweckbegriffe in sich schließt, ganz beiseite lassen und nur die Begriffe „Einfachheit" und „Zusammengesetztheit" oder Komplikation in Betracht ziehen, was gewiß nicht gleichbedeutend ist mit Unzweckmäßigkeit und vervollkommneter Zweckmäßigkeit. Ein primitiver Organismus kann sehr vollkommen, d. h. zweckmäßig seinen Bedürfnissen angepaßt sein; und ein sehr komplizierter Organismus braucht es nicht zu sein.

Ist nun in der Tat schon die Zelle ein sehr zusammengesetztes Gebilde, dessen Komplexheit sich uns desto mehr enthüllt, je schärfere Beobachtungsmittel wir gewinnen, so kann dieser Umstand nichts daran ändern, daß ein Organismus, der aus vielen Zellen zusammengesetzt ist, in deren jeder die gleiche, nur durch Arbeitsteilung noch abgewandelte Komplikation steckt, doch einen weit höheren Aufbau darstellt als der einzelne Baustein, woraus er sich zu seiner ragenden Höhe emporrichtet. In dieser Richtung zunehmender Zusammensetzung und gleichzeitig damit zunehmender Arbeitsteilung bewegt sich nun die Stammesentwicklung; und ebendiese Entwicklungsrichtung hat den Abstammungstheoretikern allezeit viel Kopfzerbrechen verursacht, so zwar, daß sie die Wechselwirkung von Anpassung und Vererbung und all die untergeordneteren Mittel des Artenwandels, wie Auslese und Zuchtwahl, nicht als zureichend empfanden, um jenes Gerichtetsein zu erklären. Ein undefinierbarer innerer Vervollkommnungstrieb (v. Baer), ein geheimnisvoller, schier übernatürlicher „nisus formativus" (Naegeli) wurde herangezogen, um die Erklärungslücken auszufüllen.

Unseres Erachtens ist aber die bezeichnete Schwierigkeit gar nicht vorhanden und konnte nur durch Verschulden von dreierlei Denkmängeln empfunden werden: Erstens durch Vernachlässigung der allgemeinen gegenseitigen Entwicklungshilfe als Widerpart des überschätzten Kampfes ums Dasein: in unserem Falle äußert sie sich durch den Geselligkeits- oder Aggregationstrieb der Zellen, die sich nach vollzogenen Teilungen nicht mehr voneinander trennen, sondern behufs Bildung widerstandsfähiger Zellkolonien beisammen bleiben. Dasselbe tun dann auch die den Zellen übergeordneten höheren Einheiten, die Gewebe, Organe und Organsysteme; das Gedeihen der Aggregate ist aber, von je höherer Ordnung sie sind, desto mehr davon abhängig, daß die sie zusammensetzenden Elemente sich aneinander anpassen, die nach innen gelangenden gegenüber den außen verbleibenden nicht in Nachteil gesetzt werden u. dgl. Das geschieht durch Arbeitsteilung; die Gesellung organischer Elemente im Verbande mit der unvermeidlich dabei einsetzenden Arbeitsteilung erklärt aber allein schon einen guten Teil der so auffälligen und scheinbar erklärungsbedürftigen

Entwicklungsrichtung als relativ einfaches und klares Komplikationsphänomen. Der Gesellungstrieb selbst, die Eigenschaft und der Drang der Elemente, sich zu organischen Einheiten von höherer Rangordnung zusammenzuschließen, ist hinsichtlich seiner erstmaligen Entstehung nicht anders zu beurteilen und zu erklären wie die Schaffung einer beliebigen anderen morphologischen und physiologischen Eigenschaft. Sie ist durch direkte Anpassung entstanden und durch Vererbung weitergegeben: darüber liegen sogar Experimente vor: Jennings und McClendon erreichten bei Infusorienkulturen teils durch schlechte Ernährung, teils durch mäßiges Zentrifugieren, daß die vollkommene Durchschnürung der Zellen bei den Teilungen unterblieb, so daß lange, schnur- oder wurmförmige Kolonien entstanden. Löste sich gelegentlich zwar ein Einzelexemplar davon ab, so erzeugte es seinerseits oder spätestens in seiner durch Teilung abgetrennten Nachkommenschaft doch wieder Kettentiere, — und zwar auch dann, wenn der zentrifugale Druck inzwischen längst aufgehört hatte bzw. auch Übersiedlung in reiches Futtermedium stattgefunden hatte.

Der zweite Denkfehler, der eine bestimmt gerichtete Entwicklung als rätselhaft empfinden ließ, besteht in mangelhafter Vertrautheit vieler Naturforscher, die sich den organischen Naturwissenschaften zugewendet haben, mit den einfachsten Gesetzen der anorganischen Naturforschung, der Physik. Völlige Richtungslosigkeit ist nämlich ein physikalisches Unding: richtungslose Wirkungen, Entwicklungen kann es ebensowenig geben, als es ungerichtete Kräfte gibt. Auch die in der Physik als „richtungslose" Skalare (z. B. Wärme) den „gerichteten" Vektoren (z. B. Strahlung) gegenübergestellten Kräfte sind mindestens in ihren Wirkungen, in der Arbeit, die sie leisten, nicht ungerichtet. Richtungslosigkeit kann höchstens vorgetäuscht werden entweder durch Umkehr (Reversion) in der Richtung, wobei aber doch verkehrte Richtung immer noch Richtung ist; oder — und darin besteht der dritte Denkfehler, den die Verfechter einer richtungslosen Variabilität begangen haben und der auch in der modernen Bastardforschung erst überwunden werden mußte, ehe die Vererbungsgesetze entdeckt werden konnten — Richtungslosigkeit wird vorgetäuscht, wenn man den Gesamthabitus, also viele Merkmale zusammen, betrachtet, von denen Farbe, Größe, Struktur, Gestalt, Instinkt nach diskrepanten Richtungen auseinanderweichen, — statt daß man nach dem jetzt als notwendig erkannten Grundsatz einzelne Merkmale herausgreift. Eine Eigenschaft allein kann aber nur nach wenig Richtungen variieren, — gewöhnlich nach zweien: vorwärts und rückwärts. Daraus erklärt sich auch unser früherer Befund (S. 291), wonach die verändernden Faktoren oft in einer scheinbar so unbestimmten Art wirksam sind, so daß z. B. Schwärzung durch intensive Bestrahlung, Erwärmung, Ernährung, Benetzung und außerdem durch schwarze Umgebung, — ja in fast gleicher Weise durch sämtliche entgegengesetzte Extreme dieser Energien, also unter Umständen auch durch Dunkelheit, Kälte, Hunger, Trockenheit und weißen

Boden hervorgerufen werden kann. Schwarzer Farbstoff kann nämlich nicht gut anders, als zu- oder abnehmen: jeder Faktor, der ihn überhaupt beeinflußt — und reagieren muß er wohl, richtige Dosierung vorausgesetzt, auf jeden — ist genötigt, Zu- oder Abnahme zu bewirken. Wie ein Stahlpendel in unterschiedsloser Weise schwingt, ob mechanische, elektrische oder magnetische Energie es in Bewegung setzt, so auch das einzelne organische Merkmal. Warum dann nicht wenigstens die Reaktionswirkungen eines Merkmals parallel gehen mit den Gradschwankungen des bewirkenden Faktors, sondern an beiden Extremen seiner Skala mehr als einmal ins jeweilige Gegenteil umschlagen, so daß die Extreme sich wiederum berühren, erklärt sich aus den Grenzen der Lebensfähigkeit jeder lebenden Substanz: der schwarze Farbstoff z. B. kann dadurch zur Vorherrschaft gelangen, daß die Bedingungen ihm hervorragend günstig sind, so daß er alle anderen Pigmente verdrängt (Nässemelanismus); aber auch dadurch, daß sie ihm nur minder ungünstig sind als anderen Pigmenten, deren bisher okkupierten Raum er ausfüllt, indem er bei deren Zugrundegehen dank seiner größeren Widerstandsfähigkeit an ihre Stelle tritt (Dürremelanismus).

Eine letzte Nebenfrage, die uns zu beschäftigen hat, wenn wir den Artenwandel auf der Grundlage unseres heutigen Tatsachenwissens voll verstehen sollen, ist die nach den Grenzen der äußerlich bedingten Variabilität. Wir entnahmen im vorigen Abschnitt den Selektionsversuchen Castles, McCurdys und Johannsens, daß die innerlich durch Zuchtwahl bedingte Variabilität ihre Grenze bald gefunden hat, indem sie nichts erreicht als Isolierung und Alleinherrschaft einer bestimmten, jedoch schon fertig vorgebildeten Variante. Gewiß, ein Tier- und Pflanzenbestand erscheint dadurch schon mächtig verändert, wenn z. B. Zwerge, die vorher unter vielen tausend Exemplaren nur einmal vorkamen, nachher die ganze zahlreiche Bevölkerung ausmachen; oder wenn, wie ich dies auf dem steinig-sandigen Eiland Veli Parsanj bei Lissa beobachtete, sandfarbene Eidechsen, die auf der nahe benachbarten großen Insel Lissa so selten sind, daß sie dem Sammler unter Hunderten kaum als vereinzeltes Exemplar in die Hände kommen, ihm plötzlich zu Hunderten, die alle gleichmäßig sandfarben aussehen, entgegenlaufen. Eine wirkliche Neugestaltung ist aber mit solcher Auslese und Vermehrung des auserlesenen Typus nicht vollzogen; denn dieser Typus war ja schon vorhanden, nur innerhalb der übrigen, anders aussehenden Population versteckt. Unsere letzte Frage also lautet aber: ist jenen Variationen, die im Gegensatze zu den Selektionen etwas tatsächlich Neues, eine durchgreifende Veränderung des Bestandes bedeuten, auch solch enge Grenze gesteckt?

Neuerdings, besonders durch Baur, ist diese Ansicht bejahend ausgesprochen worden: jedes Merkmal sei nur in begrenztem Grade um einen Mittelwert variabel; und wenn auch eine Generation nicht immer ausreiche, den Grenzwert zu erreichen, so werde doch von jeder Generation stets die gesamte Variationsfähigkeit des Merk-

mals in Gestalt seiner begrenzt veränderlichen Erbanlage übernommen. Theoretisch besteht natürlich nur die Alternative, entweder die grenzenlose Variabilität zuzugeben oder die Abstammung im Sinne einer Veränderung und Verwandlung der Arten, Klassen und Stämme zu leugnen. Die Frage hat in Anbetracht dieser zugeschärften Alternative große prinzipielle Bedeutung.

Praktisch scheint zunächst für Begrenztheit der Variabilität zu sprechen, daß die Veränderung eines Merkmals desto langsamer zu werden pflegt, je weiter sie schon vorgeschritten war. Labilität wird nicht bloß durch Stärke und Dauer der Einwirkung sowie erbliche Fortwirkung in Stabilität verwandelt, sondern auch — was freilich nur den Effekt für die Ursache einsetzen heißt — durch die Stärke der bereits erzielten Veränderung. Um nur ein einziges Beispiel aus eigener Experimentierpraxis anzugeben: es ist ungeheuer viel leichter, eine festländische Wieseneidechse (Lacerta serpa) mit grüner Grundfarbe so schwarz zu machen, daß sie einer schwarzen Inselform gleicht, als eine inselbewohnende Eidechse, die mit brauner Grundfarbe den halben Weg zu jener Endform bereits zurückgelegt hat, zum Vollenden auch der restlichen Weghälfte zu bringen. Übrigens scheinen sich die Merkmale diesbezüglich verschieden zu verhalten; es gibt solche, denen jeder Schritt vorwärts den folgenden erschwert, und andere, die eine durchführbare Verwandlung mit fortlaufender Beschleunigung zurücklegen. Letzteres mag manchmal darauf beruhen, daß es sich um einen von früher her bekannten Verwandlungsweg handelt, nur um ein Wiederbetreten seither verlassener Bahnen; ein andermal möchte man von ferne auch den Vergleich mit Immunität (S. 104) und Anaphylaxie (S. 105) wagen — im ersten Falle bei Steigerung der Dosen Abstumpfung, im letzteren trotz Abminderung der Dosen erhöhte Empfänglichkeit gegenüber dem verändernden Medium.

Aus der Feststellung beschleunigt ablaufender Variationsvorgänge sowie daraus, daß auch bei den verzögert ablaufenden die Verlangsamung, ja der Stillstand schließlich durch noch stärkere Intensität des bewirkenden Faktors überwunden wird, folgt die endgültige Antwort auf unsere zuletzt gestellte Frage: nicht bloß theoretisch, sondern auch empirisch ist die Variabilität unbegrenzt. Die wenigen, in Anbetracht der uns zur Verfügung stehenden kurzen Versuchszeit gewiß auch seltenen Fälle, in denen eine Transmutation bis zum äußersten Ziele durchgeführt werden konnte, beweisen die faktische Unbegrenztheit aufs schlagendste. Um auch dafür noch ein Beispiel zu geben, sei an die S. 268 und S. 279 besprochenen Farbveränderungen des Feuersalamanders erinnert: diese sind erst dann am Ziele, wenn die gesamte Haut des Tieres in der einen Richtung nur mehr mit gelbem, in der anderen nur mit schwarzem Farbstoff durchsetzt ist. Hier endlich liegt dann allerdings eine unüberschreitbare Grenze der Variabilität: nämlich bei vollständiger Besetzung des zur Verfügung stehenden Organs oder Gewebes, bei restloser Eroberung aller erreichbaren Körper-

flächen. Aber man lasse nur mehrere Merkmale in solch „begrenzter“ Weise variieren, und es wird mehr daraus als bloß eine neue Art!

Werfen wir, bei diesem unverlierbaren Abschlusse angelangt, einen letzten Blick zurück auf die bewunderungswürdigen Bohnenzüchtungen Johannsens in reinen Linien und Scheintypen: Auslese vermag die gemischte Bevölkerung nicht wirklich zu verändern, nicht über die Variabilität ihrer festesten Typen hinwegzubringen, kann also keine Triebkraft des Artenwandels werden; aber auch vom Einfluß der Lebenslage und der erblichen Kraft daraus gewonnener Eigenschaften leugnet Johannsen mit leider allzu vielen modernen Naturforschern jene schrankenlose Weitzügigkeit, die für das Werden einer Stammesgeschichte, wenn sie nicht ewig Gleiches liefern soll, unentbehrlich ist. Ein Anhänger Johannsens (Fitting) bespricht in der Zeitschrift „Die Naturwissenschaften“ (1914 S. 189) sein zu übertriebenem Ruhme gelangtes Werk „Elemente der exakten Erblichkeitslehre“; in diesem Referat fragt der Rezensent selbst, was eigentlich von den Triebfedern der Stammesentwicklung übrigbleibe, wenn die Zuchtwahl nichts ausrichtet und die direkte Bewirkung nicht länger gelten dürfe. Die Antwort ist klar genug: Nichts — als der Zusammenbruch der Abstammungslehre. Von einem neuen Standpunkt aus sind wir abermals auf den Weg geraten, den die moderne „Genetik“ (was deutsch sehr zu Unrecht so viel bedeutet wie „Entwicklungslehre“) geht, und den wir schon bei Kritik des „Neo-Mendelismus“ kreuzten: den Rückschrittsweg vom Entwicklungsgedanken zum Konstanzglauben. Zwängen die Tatsachen uns dazu, wir müßten ihn unweigerlich mitschreiten; aber die Tatsachen zeigen uns den anderen Weg, mit grandioser Höherentwicklung als Ziel — ein Ziel, das, wenn einmal erreicht, allemal selbst wieder Weg wird zu neuer Höhenentwicklung! Die Tatsachen zeigen uns endlich — und wir dürfen uns darüber ebenso freuen wie wir, wenn sie auf Zusammenbruch der Abstammungslehre hindeuten würden, darüber nicht klagen dürften — mit Groß den „Zusammenbruch der Johannsenschen exakten Erblichkeitslehre“.

Und deshalb wollen und brauchen wir dort nicht mehr mitzuwandern. Wir machen nicht Halt, weil wir an Höherentwicklung glauben und uns diesen frohen Glauben von theoretischer Voreingenommenheit nicht rauben lassen. Wissenschaftlich denken heißt zwar nach einem schönen Worte Goldscheids, „an neue große Möglichkeiten glauben und nicht aprioristisch wähnen, es könnte nichts außer und in uns vollkommener sein, als es ist“; allein ins Naturwissenschaftliche übersetzt, bedeutet dies „Glauben“ jedenfalls kein „Überzeugtsein“, sondern nur ein „Fürmöglichhalten“. Unter dem Möglichen das Möglichste und daher Überzeugendste sind aber naturwissenschaftlich ermittelte Tatsachen: sie lehren uns auf Schritt und Tritt, daß die Höherentwicklung mehr ist als der schönste Traum des vorigen Jahrhunderts, des Jahrhunderts eines Lamarck, Goethe und Darwin; die Höherentwicklung ist Wahr-

heit, nüchterne, herrliche Wirklichkeit. Zwar nicht durch grausame Zuchtwahl werden die Lebenswerkzeuge geschaffen und vervollkommnet, und nicht der trostlose Kampf ums Dasein allein regiert die Welt; aber aus eigener Kraft ringt sich die Kreatur zu Licht und Lebensfreude empor und überläßt nur, was sie nicht brauchen kann, den Gräbern der Auslese.

Literatur über Abstammung:

Abel, Brauer, Dacqué, Doflein, Giesenhagen, Goldschmidt, R. Hertwig, Kammerer, Klaatsch, Maas, Semon, „Die Abstammungslehre". 12 gemeinverständliche Vorträge. Jena, G. Fischer, 1911.

Arldt, Th., „Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt". Leipzig, W. Engelmann, 1907.

Bateson, W., „Problems of Genetics". New Haven, University Press, 1913. (Äußerst dogmatisch verbohrtes Buch!)

Blaringhem, L., „Mutation et Traumatismes. Étude sur l'évolution des formes végétales". Paris, Felix Alcan, 1908.

Cuénot, L., „L'influence du milieu sur les animaux". Encyclopédie scientifique des aide-mémoire. Paris, G. Massen, 1894. (Einseitige Deutungen.)

Cuénot, L., „La genèse des espèces animales". Paris, F. Alcan, 1911. (Höhlentiere sollen farb- und augenlos sein, nicht, weil sie im Dunkeln lebten, sondern weil bleich-blinde Tiere die feucht-finsteren Grotten aufsuchten u. dgl.)

Darwin, Ch., „Die Fundamente zur Entstehung der Arten". Herausgegeben von Francis Darwin, deutsch von Maria Semon. Leipzig und Berlin, B. G. Teubner, 1911.

Davenport, C. B., „Statistical Methods with special reference to Biological Variation". 2nd edition. Neuyork, John Wiley & Sons, 1904.

Delâge, Y., und M. Goldsmith, „Die Entwicklungstheorien". Deutsch von Dr. Rose Thesing. Leipzig, Theod. Thomas, ohne Jahreszahl. (Berücksichtigt die Ergebnisse bis annähernd 1904.)

Detto, Karl, „Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem". Jena, G. Fischer, 1904.

Eimer, Th., „Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften". Jena, G. Fischer, 1888.

Eimer, Th., „Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen". Jena, G. Fischer, 1889.

Eimer, Th., „Orthogenesis der Schmetterlinge". Leipzig, W. Engelmann, 1897.

Goldscheid, R., „Höherentwicklung und Menschenökonomie". Leipzig, W. Klinkhardt, 1911.

Graff, L. v., „Das Schmarotzertum im Tierreich". Leipzig, Quelle & Meyer, 1907.

Guenther, K., „Vom Urtier zum Menschen". Ein Bilderatlas. 2. Aufl. Zwei Bände. Stuttgart, Deutsche Verlags-Anstalt, 1912.

Haacke, W., „Die Schöpfung der Tierwelt". Leipzig und Wien, Bibl. Institut, 1893.

Haacke, W., „Grundriß der Entwicklungsmechanik". Leipzig, Arthur Georgi, 1897.

Hertwig, R., und R. v. Wettstein, „Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie". Kultur der Gegenwart, 3. Teil, 4. Abt., 4. Band. Leipzig-Berlin, B. G. Teubner, 1914.
Johannsen, W., „Elemente der exakten Erblichkeitslehre". 2. deutsche Auflage. Jena, G. Fischer, 1913. (Engherzig verallgemeinerter Standpunkt, gewonnen aus sehr spezialisierten Untersuchungen.)
Kammerer, P., „Sind wir Sklaven der Vergangenheit oder Werkmeister der Zukunft?" Wien, Brüder Suschitzky, 1913.
Kammerer, P., „Genossenschaften von Lebewesen (Symbiose)". Stuttgart, Strecker & Schröder, 1913.
Kammerer, P., „Variabilität, Variation der Tiere und Pflanzen". Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Jena, G. Fischer, 1914.
Kellogg, V. L., „Darwinism to-day". Neuyork, H. Helt & Co., 1907. (Sollte heißen: „Anti-Darwinism"!)
Kropotkin, „Gegenseitige Hilfe in der Tier- und Menschenwelt". Leipzig, Th. Thomas, 1908.
Morgan, Th. H., „Evolution and Adaptation". Neuyork, Macmillan Co., 1903.
Nuttal, G. H. F., „Blood Immunity and Blood Relationship". Cambridge, University Press, 1904.
Pauly, A., „Darwinismus und Lamarckismus". München, E. Reinhardt, 1905.
Piepers, M. C., „Mimikry, Selektion, Darwinismus". Leiden, E. J. Brill, 1903 und 1907.
Plate, L., „Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung". 4. Aufl. Leipzig und Berlin, W. Engelmann, 1913.
Preyer, A. Th., „Lebensänderungen". Leipzig, Th. Grieben, 1914.
Pringsheim, H., „Die Variabilität niederer Organismen". Berlin, J. Springer, 1910.
Schneider, K. C., „Einführung in die Deszendenztheorie". Jena, G. Fischer, 2. Aufl. 1911.
Simroth, H., „Die Entstehung der Landtiere". Leipzig, W. Engelmann, 1891.
Tietze, S., „Das Rätsel der Evolution" und „Die Lösung des Evolutionsproblems". München, E. Reinhardt, 1911 und 1913.
De Vries, H., „Die Mutationstheorie". 2 Bände. Leipzig, Veit & Co., 1901 und 1903.
De Vries, H., „Die Mutationen in der Erblichkeitslehre". Berlin, Bornträger, 1912.
Wallace, A. R., „Darwinism". London, Macmillan & Co., 1890.
Weismann, A., „Vorträge über Deszendenztheorie". 3. Aufl. 2 Bände. Jena, G. Fischer, 1913.
Wilser, L., „Tierwelt und Erdalter". Stuttgart, Strecker & Schröder, ohne Jahreszahl.
(Vgl. auch die Literatur zum vorhergehenden Kapitel über „Vererbung", ferner die Schriften von Arldt im I., Semon im III., Dohrn im IV., Dungern und Keeble im V., Weismann im VI., Claus, Diels, Glück, Haeckel, Roux, Schultz und Wettstein im VII., Bölsche, Haeckel, Kammerer, Kerner und Klengel im VIII. Kapitel.)

Allgemeine Literatur

Bölsche, W., „Stirb und werde". Jena, E. Diederichs, 1913.
Börner, K. O., „Allgemeine Biologie in Versuchen und Beobachtungen". Leipzig-Berlin 1911.
Chun C. und W. Johannsen, „Allgemeine Biologie". — Kultur der Gegenwart, 3. Teil, 4. Abt., 1. Band, Leipzig und Berlin, B. G. Teubner, 1915.
Davenport, C. B., „Experimental Morphology". Neuyork, Macmillan Co., 1897.
Firtsch, G., „Leitfaden der allgemeinen Lebenslehre". Wien, Pichler, 1913. (Hält nicht, was der Titel verspricht, ist spezielle Lebenslehre!)
Gemelli, A., „L'Enigma della vita". Firenze, Libreria editrice florentina, 1910. (Neigt zu vitalistisch-pietistischer Frömmelei!)
Gibson Harvey, „Biology". London, J. M. Dent & Co., 1908.
Goebel, K., „Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen". Naturwissenschaft und Technik. Leipzig-Berlin, B. G. Teubner, 1908.
Gurwitsch, A., „Morphologie und Biologie der Zelle". Jena, G. Fischer, 1904.
Hertwig, O., „Allgemeine Biologie". Neue Auflage des Lehrbuches „Die Zelle und die Gewebe". 4. Aufl. Jena, G. Fischer, 1912.
Hertwig, O., „Zeit- und Streitfragen der Biologie". Jena, G. Fischer, ab 1894.
Hesse-Doflein, „Tierbau und Tierleben". 1. Band 1910, 2. Band 1914. Leipzig-Berlin, B. G. Teubner.
Kammerer, P., „Allgemeine Lebenslehre für Mädchenlyzeen". Wien, F. Deuticke, 1915. (In Vorbereitung.)
Kassowitz, M., „Allgemeine Biologie". 4 Bände. Wien, M. Perles, 1899—1906.
Kern, B., „Das Problem des Lebens". Berlin, Hirschwald, 1909.
König, E., „Das Leben, sein Ursprung und seine Entwicklung". Berlin, F. Wunder, 1905.
König, E., „Die Lösung des Lebensrätsels". Stuttgart, M. Kielmann, 1909. (Vor diesen beiden Büchern, in ihrer Eigenschaft als Schundliteratur, kann nur gewarnt werden!)
Lipschütz, A., „Allgemeine Biologie". Leipzig, Th. Thomas' Volksbücher Nr. 94/95.
Loeb, J., „Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen". Leipzig, Joh. Ambr. Barth, 1906.
Loeb, J., „Das Leben". Vortrag vor dem Internationalen Monistenkongreß Hamburg. Leipzig, A. Kröner, 1911.
Maas, O., und Renner, O., „Einführung in die Biologie". München und Berlin, R. Oldenbourg, 1912.
Migula, W., „Pflanzenbiologie". Leipzig, Quelle & Meyer, 1909.

Minot, Ch. S., „Moderne Probleme der Biologie". Jena, G. Fischer, 1913. (Berücksichtigt vorwiegend nur amerikanische Forscher.)
Morgan, Th. H., „Experimentelle Zoologie". Deutsch von Helene Rhumbler. Leipzig, B. G. Teubner, 1909.
Morley-Landmann, „Vom Leben. Ein Blick in die Wunder des Werdens". Leipzig, Joh. Ambr. Barth, Sammlung „Wissen und Können", 1908.
Nathanson, A., „Allgemeine Botanik". Leipzig, Quelle & Meyer, 1912.
Newest, Th., „Vom Zweck zum Ursprung des organischen Lebens". Wien, C. Konegen, 1908. (Trotz seiner feindlichen Haltung gegen die „Fachwissenschaft" und entsprechender Unbekanntschaft mit ihren Grundlagen ist dem Buche ein Gehalt an gesunden Ideen nicht abzuleugnen.)
Nußbaum, M., G. Karsten, M. Weber, „Lehrbuch der Biologie für Hochschulen." 2. Aufl. Leipzig, W. Engelmann, 1914.
Ostwald, Wilh., „Die Mühle des Lebens". Leipzig, Th. Thomas, ohne Jahreszahl.
Przibram, Hans, „Einleitung in die experimentelle Morphologie der Tiere". Leipzig und Wien, F. Deuticke, 1904.
Przibram, Hans, „Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme". Leipzig, W. Engelmann, Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik, herausgegeben von W. Roux, Heft III, 1908.
Przibram, Hans, „Experimentalzoologie". 5 Bände. Wien, F. Deuticke, 1907—1914.
Rabes O. und E. Löwenhardt, „Leitfaden der Biologie für die Oberklassen höherer Lehranstalten". 2. Aufl., Leipzig, Quelle & Meyer, 1914.
Rádl, Em., „Geschichte der biologischen Theorien". Leipzig, W. Engelmann, 1909.
Reinke, J., „Grundzüge der Biologie". Heilbronn, E. Salzer, 1909.
Reinke, J., „Theoretische Biologie". Berlin, Gebr. Paetel, 1901.
Rosen, R., „Wunder und Rätsel des Lebens". Leipzig, Th. Thomas, 1914.
Schmidt, H., „Wörterbuch der Biologie". Leipzig, A. Kröner, 1912.
Schönichen, W., „Einführung in die Biologie". Leipzig, Quelle & Meyer, 1911.
Schurig, W., „Biologische Experimente". Leipzig, Quelle & Meyer, 1909.
Semper, K., „Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere". Intern. wissenschaftl. Bibl. 39. u. 40. Band. Leipzig, F. A. Brockhaus, 1880.
Simroth, H., „Abriß der Biologie der Tiere". Leipzig, Sammlung Göschen, 2 Bände, 1901.
Stadlmann, J., „Allgemeine Lebenslehre (Biologie), verbunden mit einer systematischen Wiederholung des Tier- und Pflanzenreiches". Wien, F. Tempsky, 1914. (Nach jener „systematischen Wiederholung" bleibt nichts mehr für „Biologie" übrig!)
Thesing, C., „Biologische Streifzüge. Eine gemeinverständliche Einführung in die allgemeine Biologie". 2. Aufl. Eßlingen und München, J. F. Schreiber, 1908.
Thesing, C., „Experimentelle Biologie". Aus Natur und Geisteswelt. Leipzig, B. G. Teubner, 1911.
Verworn, M., „Allgemeine Physiologie". 5. Aufl. Jena, G. Fischer, 1909.
Wasmann, E., „Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie". Freiburg i. B., Herdersche Verlagshandlung, 1906. (Besitzt die Druckerlaubnis eines geistlichen Würdenträgers!)

Erklärung der Tafelabbildungen

Tafel I

Fig. 1—3 (Text S. 138). Bilder zum Verständnis der anatomischen Zusammensetzung von „Periklinalchimären“ (nach Baur, Färbung von 2a verändert).

Fig. 1 Zweig vom Weißdorn (Crataegus monogyna); 1a Schnitt durch Fruchthaut und Fruchtfleisch: die Haut-(„Epidermis“-)Zellen nur in einfacher Lage vorhanden und durch dunkelroten Zellsaft ausgezeichnet, 2—3 Reihen der darunterliegenden, dem Fruchtfleisch angehörigen Zellschichten einen blaßroten Zellsaft enthaltend.

Fig. 2 Zweig des „Pfropfbastardes“ (Periklinalchimäre) Crataegomespilus Asneriesii; 2a Schnitt durch Fruchthaut und Fruchtfleisch, dieses wie bei Crataegus (vgl. 1a), jene wie bei Mespilus (vgl. 3a) beschaffen.

Fig. 3 Zweig des Mispelbaumes (Mespilus germanica); 3a Schnitt durch Fruchthaut und Fruchtfleisch: die Haut dick, mehrschichtig („Periderm“), die beiden äußeren Reihen ledergelb — die Zellen des Fruchtfleisches in sämtlichen Reihen farblos, d. h. ohne gefärbten Zellsaft.

Fig. 4 (Text S. 73, 212 u. 245). Generationswechsel der Moose: a, b, d, g bis o gemeines Haarmützenmoos (Polytrichum vulgare), g nach Wettsteins „Handbuch der systematischen Botanik“, die übrigen Figuren nach Heinrich Jungs „Wandtafeln“; c, e, f Sternmoos (Mnium), nach Firtschs „Leitfaden der allgemeinen Lebenslehre“, c verdeutlicht.

Fig. 4a. Männliches Pflänzchen der Geschlechtsgeneration („Gametophyt“).

„ 4b. Gipfel desselben (männliche „Moosblüte“ im Längsschnitt, so daß man einige Antheridien und Saftfäden sieht).

„ 4c. Einzelnes Antheridium mit austretenden männlichen Geschlechtszellen („Spermatozoen“).

„ 4d. Gipfel einer weiblichen Moospflanze (weibliche Moosblüte) im Längsschnitt, so daß man etliche Archegonien sieht.

„ 4e. Einzelnes Archegonium im Längsschnitt, innen die Eizelle, zu der ein Kanal als Weg für die Spermatozoen hinleitet.

„ 4f. Junges Gewächs der geschlechtslosen Generation („Sporophyt“), ist an Ort und Stelle aus der Eizelle emporgekeimt und hat das Archegonium zersprengt, dessen oberer Teil als „Haube“ dem Sporophyten aufsitzt.

„ 4g. Stück des Moosrasens mit seinem kriechenden unterirdischen Stengel: auf dem Gipfel zweier weiblicher Moospflänzchen ist der Sporophyt fertig entwickelt zur Mooskapsel („Sporo-

gon"), von denen die linke noch die vertrocknete Haube (Rest des zerrissenen Archegoniums, vgl. abermals Fig. 4 f) trägt; rechts ist die Haube abgefallen.

Fig. 4 h. Reife Kapsel (Sporogon) mit Haube.
„ 4 i. Reife Kapsel nach Abfallen der Haube, mit Deckel.
„ 4 k. Kapsel, quer durchschnitten, mit Sporen angefüllt.
„ 4 l. Einzelne, reife Spore.
„ 4 m. Die Spore nach dem Auskeimen.
„ 4 n. Stück des fadenalgenähnlichen Moosvorkeimes.
„ 4 o. Vorkeim mit Knospe eines jungen Moospflänzchens, aus welchem wieder die Geschlechtsgeneration (vgl. Fig. 4 a usw.) entsteht.

Fig. 5 (Text S. 155, 212 u. 245). Generationswechsel der Farne, und zwar des Wurm- oder Schildfarnes (Aspidium = Polystichum filix mas), sämtliche Figuren nach Fritsch, „Leitfaden der allgemeinen Lebenslehre", zum Teil etwas verdeutlicht.

Fig. 5 a. Ganze Pflanze (geschlechtslose Generation, „Sporophyt") mit jungen, spiralig eingerollten und einem erwachsenen Blattwedel.
„ 5 b. Blattfiederchen von der Unterseite, mit reifen Sporenlagern.
„ 5 c. Einzelne Spore.
„ 5 d—e. Deren Entwicklung zum Vorkeim.
„ 5 f. Fertiger Vorkeim (Geschlechtsgeneration, „Gametophyt", mit Antheridien im Bereiche der Wurzelhaare, Archegonien im Bereiche des Ausschnittes, der dem Vorkeim die charakteristische Herzform verleiht.
„ 5 g. Aus einem der Archegonien emporgewachsener Farnkeimling (noch in Verbindung mit dem Vorkeim), der wieder die geschlechtslose Generation (Fig. 5, 5 a) liefert.
„ 5 h. Archegonium im Längsschnitt, mit Eizelle (analog Fig. 4 e).
„ 5 i. Antheridium im Längsschnitt, mit austretenden Spermatozoen, die erst zum Teil ein sie ursprünglich umschließendes Häutchen gesprengt haben (analog Fig. 4 c).

Tafel II

In Fig. 1—3 bedeuten P die Eltern- (Parental-), F_1 die Kinder- (erste Filial-) und F_2 die Enkel- (zweite Filial-) Generation.

Fig. 1 (Text S. 256). Gemischte (intermediäre) Vererbung eines Merkmalspaares bei Kreuzung von rot- und weißblühender Wunderblume (Mirabilis yalapa), nach Correns.

Fig. 2 (Text S. 261). Ausschließende (alternative) Vererbung zweier Merkmalspaare bei Kreuzung von blauschwarz-runzeligem mit weißgelb-glattem Kukuruz (Zea Mays var. coeruleodulcis & Zea Mays var. alba), nach Correns.

Fig. 3 (Text S. 264). Mischlings-Atavismus („Kryptomerie") bei Kreuzung zweier weißblühender Rassen der spanischen Wicke (Lathyrus odoratus), nämlich „Emily Henderson" mit länglichem bzw. rundem Pollen: F_1 gibt durchweg „Purple Invincible", F_2 ergibt unter je 64 Enkeln 27 „Purple Invincible" (links), 9 „Painted Lady" (Mitte) und 28 „White" (rechts). Nach Bateson.

Tafel III

Fig. 1 (Text S. 264). Blattkäfer Melasoma scripta = Lina lapponica: a) Typus, b) Form mit ganz schwarzen Flügeldecken. In der Kreuzung dominiert a über b (bisweilen umgekehrt), und die Zahl der dominanten Exemplare nimmt bei Massenzucht und freier Paarung von Generation zu Generation zu. Nach Mc Cracken.

Fig. 2 (Text S. 272 u. 295). Kolorado-Kartoffelkäfer (Leptinotarsa decemlineata): a) Typus, b) var. tortuosa, c) var. pallida, d) var. defectopunctata; b—d treten als Experimentalformen, aber auch im Freien als lokale Naturrassen auf und sind unter Umständen erblich beständig. Nach Tower.

Fig. 3 u. 4 (Text S. 313). Zwei Fälle von Nachäffung („Mimikry"), aus Hesse-Doflein:

Fig. 3a. Hornisse (Vespa crabro), als nachgeahmtes, geschütztes „Modell" von
„ 3b. Schwebfliege (Volucella inanis), als nachahmender „Kopie".
„ 4a. Steinhummel (Bombus lapidarius), als Modell von
„ 4b. Schwebfliege (Volucella bombylans), als Kopie.

Tafel IV

Fig. 1 (Text S. 190 u. 209). Stachelbeerspanner, Harlekin (Abraxas grossulariata): a) forma typica, b) var. lacticolor (in der Natur nur als Weibchen vorkommend, künstlich auch bei Männchen herausgezüchtet). Nach Doncaster und Raynor, aus Bateson.

Fig. 2 (Text S. 241). Landkärtchen (Vanessa [Araschnia] levana): a) Typus (forma levana = Wintergeneration), b) var. prorsa (= Sommergeneration). Nach Berge-Rebels Schmetterlingsbuch.

Fig. 3 (Text S. 132). Widderchen, Blutfleck (Zygaena carniolica): a) „Heteromorphose", links ein Vorderflügel anstelle des Hinterflügels, b) Vergleichsexemplar mit zwei normalen Hinterflügeln.

Fig. 4 (Text S. 211 u. 317). Ein afrikanischer Schwalbenschwanz (Papilio Merope = Dardanus): a) Männchen, b)—d) drei zugehörige Weibchenformen, und zwar b) forma trophonius, angeblich mimetische Form („Kopie") von Fig. 5, c) hippocoon, sogenannte Kopie von Fig. 6, d) Cenea, „Kopie" von Fig. 7.

Fig. 5 (Text S. 317). Afrikanischer Tagfalter (Danaïs chrysippus), angeblich geschütztes Vorbild (immunes „Modell") von Fig. 4 b.

Fig. 6 (Text S. 317). Südafrikanischer Tagfalter (Amauris niavius), „Modell" von Fig. 4 c.

Fig. 7 (Text S. 317). Südafrikanischer Tagfalter (Amauris Echeria), „Modell" von Fig. 4 d. (Die Fig. 4—7 nach Trimen aus Weismann.)

Fig. 8 (Text S. 266). Nesselfalter, Kleiner Fuchs (Vanessa urticae) nebst künstlich erzielten Temperaturformen und Vererbung erworbener Düsterfärbung: a) Typus, b) mäßige Kälte-, c) Frostform der ersten, dem Temperaturexperiment unterworfenen Generation, d) bei gewöhnlicher (höherer) Temperatur aufgezogener Nachkomme der mit Frost behandelten vorigen Generation c. Nach Standfuß, Anordnung wie in Przibrams Experimentalzoologie.

Namen- und Sachregister

(Art- und Gruppennamen von Tieren und Pflanzen fanden keine Aufnahme; ebensowenig die Nennung der Autoren in den jedem Kapitel und dem Buchschlusse angehängten Literaturverzeichnissen, worin die Autoren ohnehin alphabetisch geordnet erscheinen)

A

C

D

E

F

G

H

J (i)

J (j)

K

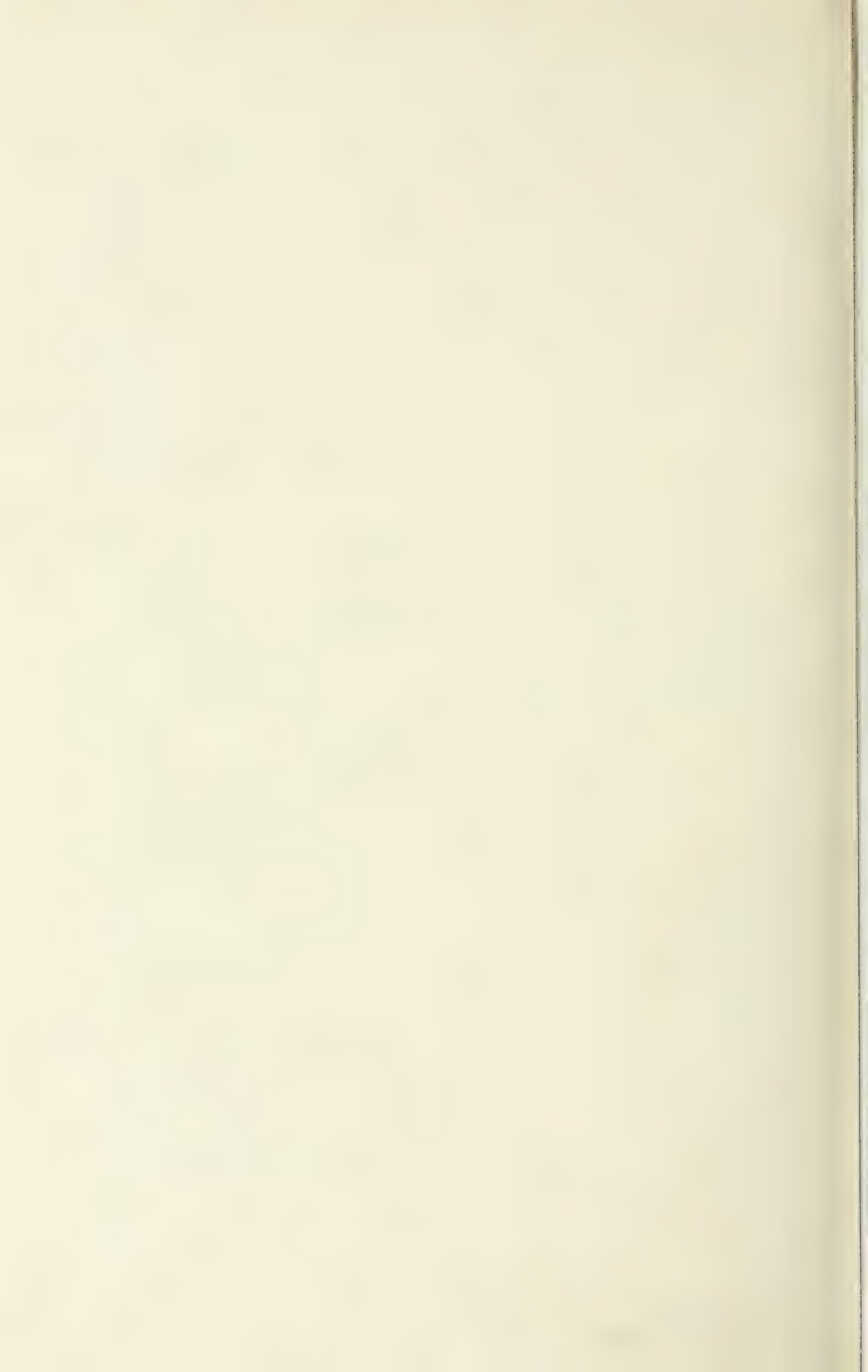
L

N

O

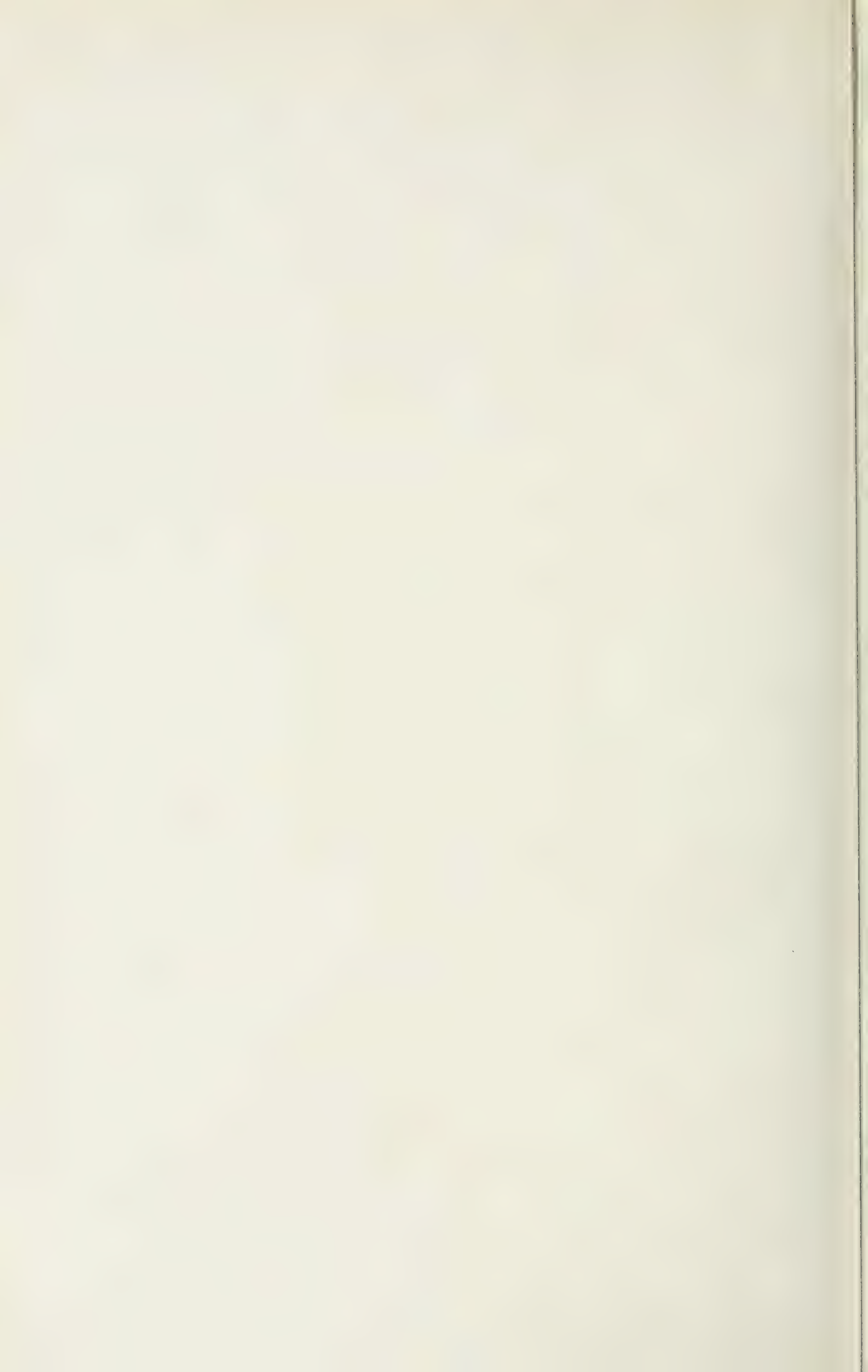
P

T



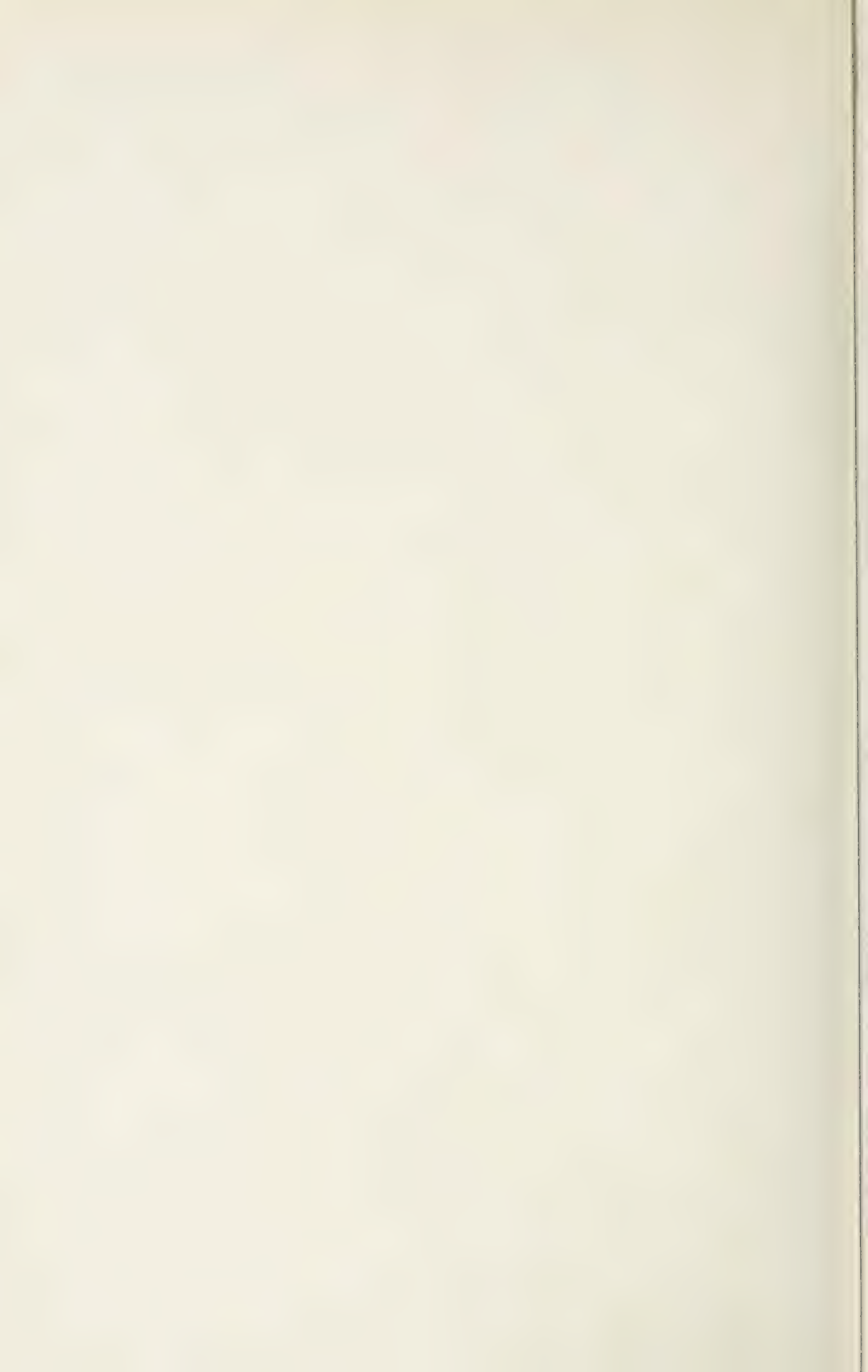
Tafel I

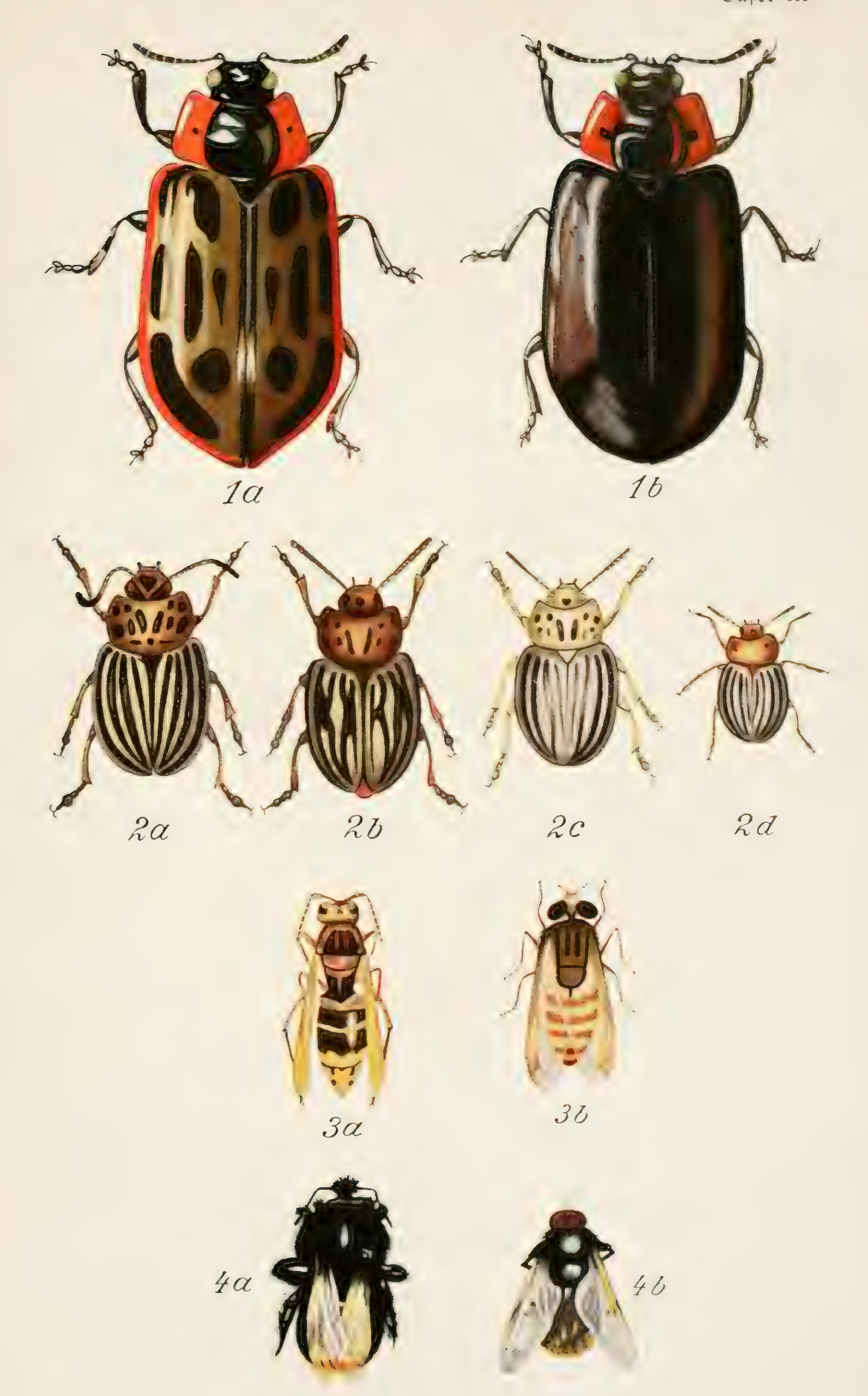


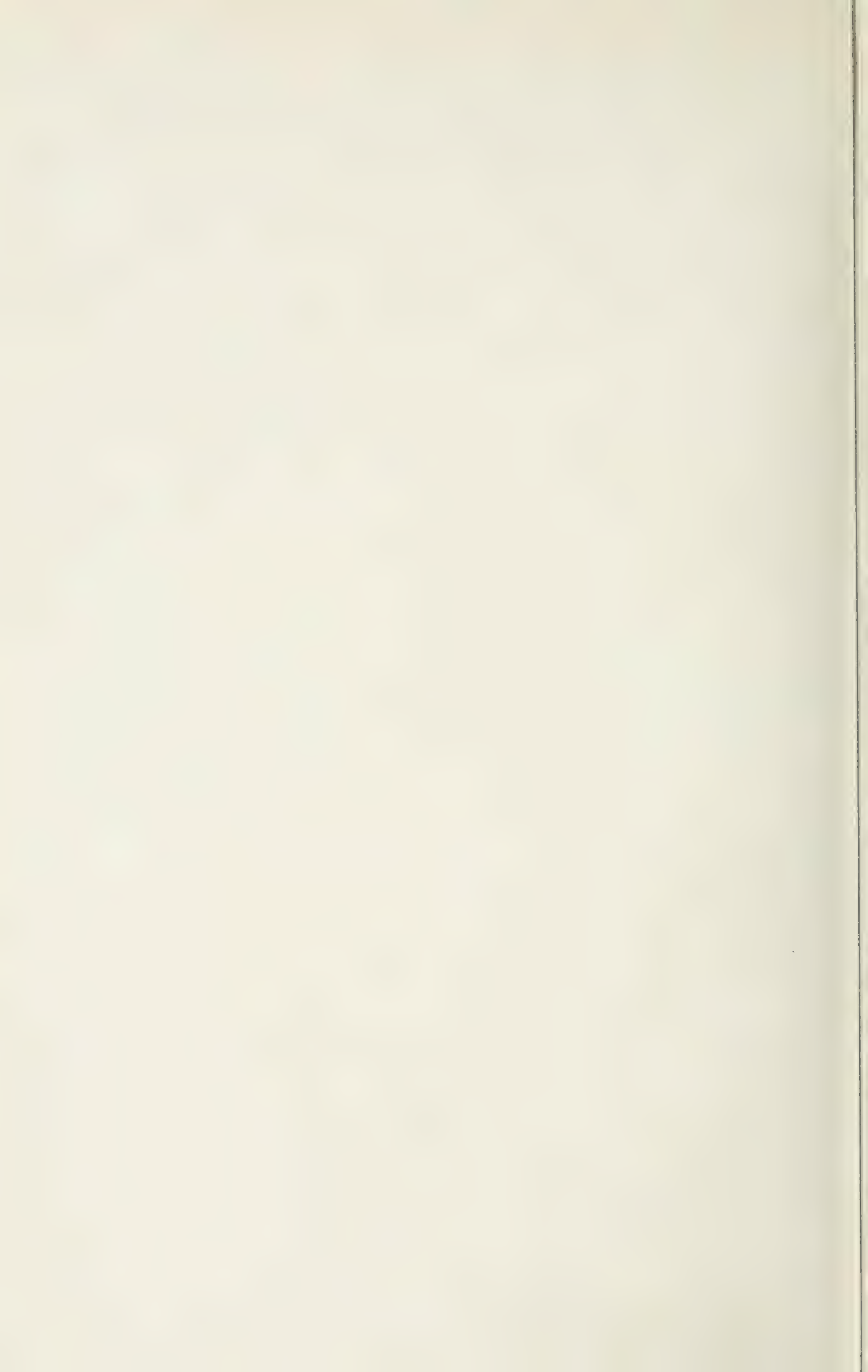


Tafel II






1a
1b
2a
2b
2c
2d
3a
3b
4a
4b




1a
1b
2a
2b
3a
3b
4a
4b
5
4c
6
4d
7
8a
8b
8c
8d


LIBRARY
DEC
15
1983
UNIVERSITY
OF TORONTO

tiefsten Bild der Wirklichkeit ihre Methoden zu revidieren, und ist sich ihrer wichtigsten Aufgabe, die Gesamtheit alles dessen, was wir von der Welt wissen, zu einer **einheitlichen Weltanschauung** zu gestalten, so lebhaft bewußt wie zu irgendeiner anderen Zeit. Dem entspricht ein in den **weitesten Kreisen des Volkes** immer stärker erwachendes Bedürfnis nach einer neuen, über die bloße Erfahrung hinausgehenden Auffassung des Weltganzen, **ein Verlangen nach innerlicher, religiöser** (wenn auch nicht konfessioneller) **Begründung der menschlichen Existenz.**

So baut sich doch das ungeheure Neben- und Gegeneinander des heutigen Geisteslebens auf ein paar großen Grundlinien auf und strebt wieder zu einer großen Einheit zusammen. Diese mächtige Einheitstendenz kommt vor allem in dem zum Ausdruck, was wir **Bildungsbedürfnis** nennen, in dem Wunsch des Individuums, über die Grenzen des Berufs und Fachwissens hinaus teilzuhaben am **allgemeinen geistigen Leben der Nation und der Menschheit.**

Befriedigung und Förderung kann diesem Streben nur durch **Männer der Wissenschaft** werden, die es verstehen, die Resultate der Forschung **in gemeinverständlicher, klarer Weise** darzulegen. **Im Interesse der Wissenschaft selbst** liegt es, daß wenigstens die Grundzüge ihrer Methoden und die wichtigsten Ergebnisse ihres Forschens in das geistige Bewußtsein des Volkes aufgenommen werden; und nicht minder ist es auch für die **Kunst** und **Literatur** wünschenswert, daß ihre zeitliche Entwicklung, ihre national bedingten Äußerungen und internationalen Zusammenhänge dem Publikum von Zeit zu Zeit in übersichtlichem Gesamtbild vor Augen geführt werden.

Diesem Bedürfnis entgegenzukommen, das **Weltbild der Gegenwart** in der ganzen Weite seines Umfangs, in seinen großen Hauptlinien, mit all seinen in die Vergangenheit zurück und in die Zukunft hinausführenden Perspektiven zur klaren Anschauung zu bringen, das ist der Zweck des großen, gegenwärtig noch im Erscheinen begriffenen Sammelwerkes.

In 20 Bänden, deren jeder ein in sich abgeschlossenes Ganzes bildet, werden berufene Vertreter ihres Faches — berufen als **Fachmänner** und als **Schriftsteller** — schildern, wie in **Naturforschung** und **Geisteswissenschaft,** in **Politik** und **Rechtspflege,** in **Handel** und **Industrie,** in der **Technik,** der **bildenden und angewandten**

Kunst, in **Literatur und Musik** das Suchen und Schaffen unserer Zeit sich darstellt.

Einer der ersten deutschen Gelehrten, der verstorbene Historiker Karl Lamprecht, hatte dem Plan des Ganzen von vornherein sein lebhaftestes Interesse zugewandt und beratend und anregend so lebhaften Anteil an dem Zustandekommen genommen, daß wir ihn als den einen Herausgeber des „Weltbildes" nennen dürfen. Der andere, Hans F. Helmolt, hat gleichfalls durch eigene historische Forschungen wie als Leiter mehrerer volkstümlich-wissenschaftlicher Sammelwerke sich einen wohlverdienten Ruf erworben.

Und nicht minder bürgen die Namen der **Autoren der einzelnen Bände** dafür, daß das **Weltbild der Gegenwart** dem Gebildeten das geben wird, was er von solchem Werk verlangen darf und soll, **Belehrung im einzelnen, Orientierung im ganzen,** Anregung und Anleitung zu **eigenem Weiterdenken,** Bereicherung nicht des **Wissens** allein, sondern der **inneren Anschauung,** Zuwachs an **Kenntnissen,** aber auch an **geistigem und seelischem Erlebnis.**

Auf die vollständige Serie von 20 Bänden haben wir eine

Subskription zu ermäßigtem Einheitspreise

eingeleitet, während alle Bände auch einzeln zu verschiedenen, jeweils dem Umfang entsprechenden höheren Preisen abgegeben werden.

Der Subskriptionspreis ist M 6.– pro Band

Nach Erscheinen sämtlicher Bände tritt eine Erhöhung … … des Gesamtpreises ein … …

Die Bände kommen nur gebunden zur Ausgabe und sind in bester, vornehmster Weise ausgestattet. Den Einband hat Paul Renner entworfen.

Stuttgart Deutsche Verlags-Anstalt

Das Weltbild der Gegenwart

Ein Überblick über das Schaffen und Wissen unserer Zeit in Einzeldarstellungen

zerfällt in nachstehende Bände, die in zwangloser Reihenfolge erscheinen:

*1. Band: Professor Dr. F. **Meisel**, Wandlungen des Weltbildes und des Wissens von der Erde
*2. „ J. J. **Ruedorffer**, Grundzüge der Weltpolitik in der Gegenwart
3. „ Professor Dr. J. M. **Bonn**, Die Gestaltung der Weltwirtschaft
*4. „ Geh. Justizrat Professor **Josef Kohler**, Recht und Persönlichkeit in der Kultur der Gegenwart
*5. „ Fräulein Dr. **Gertrud Bäumer**, Die Frau in Volkswirtschaft und Staatsleben der Gegenwart
*6. „ **Wilhelm v. Massow**, Die deutsche innere Politik unter Kaiser Wilhelm II.
7. „ Professor Dr. **Julius Meyer**, Die physikalischen und chemischen Probleme der Gegenwart
8. „ Kgl. Regierungs- und Baurat **Schmedes**, Das Maschinenwesen
9./10. „ Professor Dr.-Ing. **O. Blum**, Verkehr, Bauingenieurwesen und die Technik im allgemeinen
11. „ Privatdozent Dr. **Paul Kammerer**, Allgemeine Biologie
12. „ Professor Dr. **C. L. Schleich**, Der Kampf um die Gesundheit
*13. „ Professor Dr. **A. Messer**, Psychologie
14. „ Dr. **J. Goldfriedrich**, Geschichtswissenschaft und Wissenschaftsgeschichte in der jüngsten Vergangenheit mit besonderer Rücksicht auf Deutschland
*15. „ Dr. **Wilh. Hausenstein**, Die bildende Kunst der Gegenwart (Malerei, Bildhauerei und Graphik)
16. „ Regierungsbaumeister Dr.-Ing. **Walter Curt Behrendt**, Der Kampf um den Stil in Architektur und Kunstgewerbe
*17. „ Professor Dr. **Richard M. Meyer**, Die Weltliteratur im zwanzigsten Jahrhundert
18. „ Dr. **R. Louis**, Die Tonkunst unserer Zeit
19. „ Dr. **F. Schumann**, Religiöse, sittliche und erzieherische Ideale
20. „ Professor Dr. **K. Joël**, Wandlungen der Weltanschauung

Die mit * bezeichneten Bände sind bis Herbst 1915 erschienen

Soviel ich von dem Unternehmen bisher gesehen habe, muß ich bekennen, daß es etwas Großartiges ist und daß Sie zweifellos vielen Gebildeten eine willkommene Gabe bringen. G. Cleinow, Herausgeber der Grenzboten, Berlin-Friedenau.

Auszüge aus Urteilen der Presse

Über „**Meisel, Wandlungen des Weltbildes**" schrieben:

Prof. Dr. Adolf Marcuse in der **Vossischen Zeitung, Berlin**: Das Buch Ferdinand Meisels hat den Rang eines aufklärenden und gedankenreichen Lehrbuches, das über den Stand unserer gegenwärtigen Kenntnisse von Himmel und Erde eine durchdachte, klare und zugleich spannende Übersicht gibt; und das will noch mehr heißen, als gewöhnlich in den im übrigen auch bereits zahlreich vorhandenen populären Himmelskunden dem gebildeten Leser geboten wird.

Hannoverscher Courier: Hier ist alles entwicklungsgeschichtlich dargestellt in ungemein fesselnden Kapiteln. Und reizvoll zumal, da das Buch bei aller Objektivität doch der persönlichen Note nicht entbehrt. Vor allem auch nicht der Wärme der Darstellung, der inneren Anteilnahme an allem, der liebevollen, vorurteilsfreien Behandlung aller Stoffe. Das Buch will uns denken lehren, denn die Gesetze des Denkens bilden den festen Grund für unsere Erkenntnis, für unser Streben nach Wahrheit.

Frankfurter Zeitung: Das Buch wendet sich an gebildete Leser. Es wird aber auch jeder Fachmann an der fesselnden und anregenden Art, in der es geschrieben ist, seine Freude haben. Der Absicht des Sammelwerkes entsprechend sucht der Verfasser „die treibenden Gedanken nach Möglichkeit hervorzuheben und bloßzulegen". Dies ist ihm gelungen, und gerade dadurch gewinnt das Buch an Interesse. Der Verfasser vertritt nirgends einen Standpunkt, der den heute vorherrschenden Ansichten widerspricht; dabei zeichnet sich das Buch durch volle Objektivität aus. Infolge all dieser guten Eigenschaften ist das Buch allen, die sich für Fragen über das Weltall interessieren, zu empfehlen, und es ist ihm Verbreitung in den weitesten Kreisen zu wünschen, damit mit den veralteten Anschauungen, die selbst in den gebildetsten Kreisen über die hier behandelten Fragen vorhanden zu sein pflegen, gründlich aufgeräumt wird.

Über „**Ruedorffer, Grundzüge der Weltpolitik**" schrieben:

Reichsbote, Berlin: Aus vielen Äußerungen geht hervor, daß der Verfasser nicht nur als tiefgründiger Denker und Forscher über die Dinge zu sprechen weiß, sondern auch als Kundiger, der näher orientiert ist über manche Absichten und Ziele der praktischen Politik. Jedenfalls ist das Buch für jeden fesselnd und anregend, auch da, wo er vielleicht abweichender Ansicht ist. Als ein in die weltpolitischen Zusammenhänge tief einführendes und zu selbsttätiger Weitervertiefung in das hier behandelte große Gebiet anleitendes Handbuch kann das Werk nur warm empfohlen werden.

Pester Lloyd, Budapest: Ruedorffers Werk atmet echte lautere Höhenluft, und es kommt einem erquickenden Ausfluge gleich, ihn auf die mächtige, freie Plattform seiner weltpolitischen Gedanken zu begleiten. Ein ernstes Buch von starker Beweiskraft, von reicher Gedankenfülle, und bei aller Monumentalität der Linienführung von straffster Ökonomie. Ruedorffer schließt die Energien auf, die das politische Weltgeschehen der Gegenwart bestimmen, untersucht die einzelnen Komponenten und fügt sie wieder zu einer Resultante von fast organischer Vollkommenheit.

Die Lese, Stuttgart: Ein ganz vorzügliches Buch! Großartig weitausholend im Umriß, eindringlich fein charakterisierend in den Einzelheiten. Ruedorffer schreibt mit der vornehm-kühlen Überlegenheit des erfahrenen Realpolitikers. Und doch ist er nicht Materialist, im Gegenteil, für die ethischen Werte im Organismus der

Nationen hat er das zarteste Verständnis. An solchen Büchern spürt man deutlich, wie wir Deutschen nun doch wirklich heraufwachsen in die Höhenluft der Weltpolitik. Der letzte Rest von Enge, Kleinstädterei, Schwerfälligkeit ist hier verschwunden. Auf der Ozeanweite fühlt sich der Deutsche nun ganz zu Hause. Doch wird er nicht zum Geldmenschen und „Amerikaner". Die alte geistige Gründlichkeit bleibt bewahrt.

Leipziger Tageblatt: Die Ausführungen, die von tiefer Sachkenntnis zeugen, wirken in jeder Hinsicht einleuchtend; es ist ein grundlegendes Werk, das alle, die nach einem festen Standpunkt für die Beurteilung der täglichen weltpolitischen Ereignisse suchen, zur Hand nehmen müßten.

Über **„Kohler, Recht und Persönlichkeit"** schrieben:

Echo der Gegenwart, Aachen: Es ist das Verdienst des Verfassers, in einem nur 260 Seiten zählenden Bande eine Fülle wissenschaftlicher Funde zusammengetragen zu haben, die man sich sonst in weitläufigen Werken mühsam zusammensuchen muß.

Vossische Zeitung: Wie die Kapitel eines spannenden Romans rollen sich hier vor uns die lehrreichen Betrachtungen über den Menschen und seine rechtlichen Verknüpfungen mit dem modernen Kulturleben ab. Wie er sich als biologisches und soziologisches Wesen durch Individualität, Rasse und soziale Faktoren von seinen Nebenmenschen scheidet, wie sich unsere moderne Kultur langsam auf der Grundlage des Altertums und Mittelalters aufgebaut hat, das wird in knappen, lapidaren Zügen dem Leser eindringlich vor Augen geführt. — Alle Probleme unseres so unübersehbar komplizierten und feinverästelten modernen Lebens werden hier von einem großen Gelehrten, der zugleich ein feiner und scharfer Denker ist, in vorurteilsfreiem Geiste und ohne überflüssige Weitschweifigkeit erörtert. Kein Leser wird das Buch ohne reichen Gewinn aus der Hand legen; überall wird er sein Wissen erweitert und sein Denken in vielen ihm bisher gleichgültigen Fragen angeregt finden.

Über **„Bäumer, Die Frau in Volkswirtschaft"** schrieben:

Deutsche Tageszeitung, Berlin: Immer tritt uns aus der Darstellung der unparteiisch forschenden Gelehrten doch auch die fein und warm empfindende Frau entgegen, die nie vergißt, daß menschliche Dinge auch menschlich, d. h. aus den einzelnen Individuen heraus begriffen und behandelt werden wollen. Darum darf ihr Buch allen, die an der Frauenbewegung tätig teilhaben, aber auch jedem, der sich über sie zuverlässig unterrichten will, aufs wärmste empfohlen werden.

Reclams Universum, Leipzig: Die Verfasserin hat nicht nur eine überraschende Fülle von Material in engem Raum zusammenzubringen gewußt, sie hat vielmehr dies Material, auch die trockenen statistischen Notizen, so vortrefflich bearbeitet, daß die Lektüre des Buches einen wirklichen Genuß bietet.

Augsburger Postzeitung: Die Verfasserin erledigt ihre Aufgabe erfreulicherweise in ziemlich objektiver Weise, ohne sich nach irgendeiner Seite mit überspannten frauenrechtlerischen Ideen zu identifizieren. Sie erfaßt ihre Aufgabe hauptsächlich in der Weise, daß sie die äußere soziale Gestalt des Frauenlebens darstellt und dasselbe kulturpsychologisch vertieft. Dadurch ist eine Gesamtphysiognomie des Frauenlebens entstanden, welche ein klares und anschauliches Bild von dem Wesen und den Triebkräften des modernen Frauenproblems erkennen läßt.

Über **„Massow, Die deutsche innere Politik"** schrieben:

Die Grenzboten, Berlin: ... einem höchst beachtenswerten Werke, das wegen der Sachlichkeit und ansprechenden Art der Darstellung verdiente, als Volksausgabe in Hunderttausenden von Exemplaren in der Nation verbreitet zu werden.

Konservative Monatschrift, Berlin: Der große Wurf ist dem Verfasser mustergültig gelungen. Ein warm-vaterländischer, menschlich-sympathischer Grundton durchzieht das ganze Buch. Man legt das treffliche Werk nicht aus der Hand, ohne aus ihm neue Zuversicht für unsere politische Zukunft gewonnen zu haben. Es ist so wahrhaft ein Wegbereiter vaterländischen Wollens.

Augsburger Postzeitung: Wir wüßten zurzeit kein Werk, welches die innere deutsche Politik in so großzügiger, nichts Wesentliches übersehender Weise darstellen würde, als das eben besprochene. Zur raschen Orientierung über die politischen Ereignisse und Entwicklungstendenzen unter der Ära Wilhelms II. ist es in hervorragendem Maße geeignet.

Basler Nachrichten: Dieses Buch ist in seiner Art ein Kunstwerk; denn es weiß in vollendeter Weise vornehme Ruhe der Darstellung zu wahren, ohne irgendwie charakterlos zu werden. Der Verfasser steht ziemlich weit rechts, bei der Reichspartei, ist aber gegen die Sünden der Politiker auf seiner Seite keineswegs blind. Wir wünschen dem Buch starke Verbreitung, nicht nur unter unsern deutschen, sondern auch unter unseren schweizerischen Lesern; denn es bietet Seite für Seite reichste Anregung zu politischem Denken.

Über „**Messer, Psychologie**" schrieben:

Die Lese, Stuttgart: Messers Buch ist wohl der beste und klarste Grundriß, den wir von dieser jungen, schwierigen, zum Höchsten emporstrebenden Wissenschaft besitzen.

Kölnische Zeitung: Messer hat seine Aufgabe, den Gegenwartsstand der Psychologie darzulegen, so vorzüglich gelöst, daß sowohl der Laie in dem Werk eine klare und leicht verständliche erstmalige Orientierung hat, als auch der Fachmann durch die überall erkennbare umfängliche Beherrschung des Gegenstandes und die sachgemäße Entscheidung in Diskussionen der Gegenwart zufriedengestellt wird.

Deutsches Volksblatt, Stuttgart: Überall bemüht sich der Verfasser, bei aller Wahrung des wissenschaftlichen Standpunktes, deutlich, klar und einfach zu sein und so dem Leser die Möglichkeit zu schaffen, seinen geistvollen Untersuchungen und interessanten Darlegungen folgen zu können. Auf diesem Wege vermittelt er uns ein anschauliches und erschöpfendes Bild vom Stande der heutigen psychologischen Forschung und ihren Ergebnissen.

Über „**Meyer, Weltliteratur im 20. Jahrhundert**" schrieben:

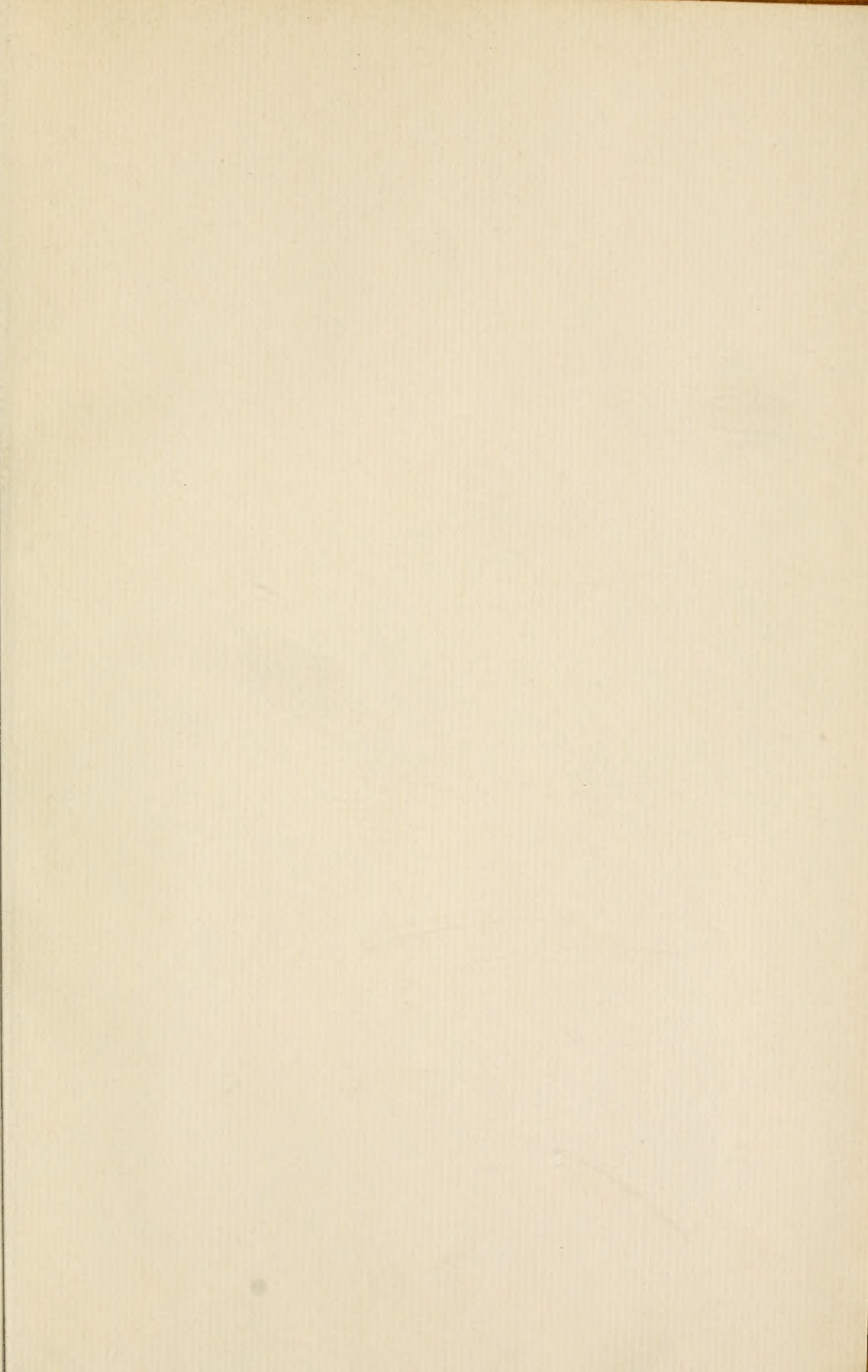
E. Amend in der **Karlsruher Zeitung:** Das Meyersche Buch bedeutet eine bedeutungsvolle Bereicherung unseres Wissens und unserer Erkenntnis. Daß es in einem schönen, geistreichen und lebendigen Stil geschrieben ist, versteht sich bei R. M. Meyer von selbst.

Illustrirte Zeitung, Leipzig: Das Lesen dieses manchmal hinreißend, immer aber mit souveräner Beherrschung des gewaltigen Stoffgebietes geschriebenen Werkes ist eine wahre Herzstärkung, und ich weiß, daß manches Lesers Auge hell aufleuchten wird, wenn die hervorragendsten Ausführungen des Buches an sein Inneres rühren und verwandte Saiten zu starkem Mitklingen bringen.

Hanns Martin Elster in der **Rhein.-Westf. Zeitung, Essen:** Wer die geistigen und seelischen Kräfte kennen lernen will, die unsere heutige Literatur durchkreisen, greife zu Meyers ausgezeichnetem Buche. Recht viele Neuauflagen wünsche ich Meyers tüchtigem Werk.

Neues Tagblatt, Stuttgart: Das schöne Buch, das ein helles, abgerundetes, gemeinverständliches Weltbild von allen Literaturströmungen der Gegenwart erschöpfend darbietet und dessen besonders prächtiges Schlußkapitel eine verblüffend entschleiernde Bildnissammlung der prominenteren literarischen Persönlichkeiten unseres Zeitalters ist, dürfte auf keines Literaturfreundes Weihnachtstische fehlen.

Druck der Deutschen Verlags-Anstalt in Stuttgart






LIBRARY
UNIVERSITY OF TORONTO

